B 3148/11. 11. 1977
Zl. 20372-02/77

Ergebnisse des IBP-Projekts „Zwergstrauchheide Patscherkofel"

Von W. LARCHER, Innsbruck

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 11. November 1977)

Mit 24 Tabellen und 18 Abbildungen

1. Einleitung

Als Beitrag zum Internationalen Biologischen Programm (Tundra-Biome-Projekt) wurden in den Jahren 1969 bis 1976 in der Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck zwischen 1980 m und 2200 m Meereshöhe an drei Zwergstrauchbeständen mit unterschiedlicher floristischer Zusammensetzung und morphologischer Struktur intensive pflanzenökologische Untersuchungen durchgeführt. Ziel des Forschungsprojektes war die qualitative und quantitative Beschreibung, die Kausalanalyse und eine möglichst umfassende Kennzeichnung des Strahlungs-, Wärme-, Wasser-, Kohlenstoff- und Mineralstoffhaushalts der untersuchten Bestände. In diesem Bericht wird eine zusammenfassende Übersicht über die Ergebnisse in Form einer Datensammlung mit kurzer Interpretation vorgelegt. Die eingehende Diskussion, der Vergleich mit den Ergebnissen der anderen Tundra-Arbeitsgruppen und die Verarbeitung und Vernetzung der Daten zu ökologischen Funktionsmodellen bleibt einer abschließenden Gesamtdarstellung zu einem späteren Zeitpunkt vorbehalten.

2. Programm und Projektdurchführung

2. 1. *Untersuchungsprogramm*

Als Zielsetzung des Internationalen Biologischen Programms wurde vom Planungsausschuß des Internationalen Rats der wissenschaftlichen Unionen (ICSU) die Feststellung und der weltweite Vergleich der Produktivität der Pflanzendecke und das Studium der Nutzungsmöglichkeiten der vorhandenen natürlichen biologischen Existenzgrundlagen vorgeschlagen. Innerhalb der Arbeitsgruppe für Primärproduktivität und Sonnenenergieausnützung sollten die grundlegenden Produktionsprozesse in Pflanzen auf drei Ebenen untersucht werden:

(1.) durch Zuwachsbestimmungen mit Erntemethoden (Level-I-Studien),
(2.) durch einfache Experimente zur Erkennung des Einflusses von Umweltfaktoren auf Wachstum und Stoffproduktion von Einzelpflanzen und Pflanzenbeständen (Level-II-Studien),
(3.) durch eingehende ökophysiologische Analyse des Faktoreneinflusses auf die wichtigsten Lebensfunktionen (Level-III-Studien).

Im Sinne dieser allgemeinen Zielsetzung und unter Anwendung der langjährigen Erfahrung am Innsbrucker botanischen Institut auf dem Gebiet der vergleichenden Ökophysiologie wurden folgende Untersuchungen durchgeführt (Tab. 1):

Tabelle 1: *Organisationsschema und Ablauf des IBP-Projekts „Zwergstrauchheide Patscherkofel"*. Die Jahreszahlen geben den Zeitraum der Mitwirkung der einzelnen Projektteilnehmer an. FM: Freie Mitarbeiter, *kursiv:* Diplomanden und Dissertanten.

Projektleitung, Planung, Koordination: W. Larcher (1969–1976)
Klimatologische Messungen: A. Cernusca (1970–1975), *N. Smeets* (1975), *H. Guggenberger* (1975–1977)
Bodenkundliche Aufnahmen und Analysen: I. Neuwinger (FM 1970), *H. Guggenberger* (1975–1977)
Vegetationsaufnahmen: *G. Grabherr* (1970), *P. Starke* (1975)
Analyse der Bestandesstruktur: *E. Lanser* (1971), *W. Jaschke* (1971), *J. Staud* (1973)
Ökophysikalische Messungen (Strahlungshaushalt, Wärmehaushalt): A. Cernusca (1970–1975), *J. Staud* (1973)
Produktionsökologische Messungen (Phytomasse, Streuvorrat, Nettoproduktion): *L. Schmidt* (1969–1972)
Ökochemische Analysen: Kaloriengehalt: *L. Schmidt* (1969–1972)
Chlorophyll, Carotinoide: *N. Smeets* (1973)
Kohlenhydrate, Proteine: A. J. Zbrożyna (FM 1971), *E. Nötzel* (1973–1974), H. Hilscher (1974–1976)
Fette: *A. Tschager* (1974–1975)
Mineralstoffe: *N. Smeets* (1974–1976)
Stickstoffmineralisierung im Boden: H. Rehder (FM 1972–1973)
Ökophysiologische Messungen an bestandbildenden Pflanzenarten:
CO_2-Gaswechsel: *G. Grabherr* (1971–1973), *F. Huber* (1973–1974), *E. Maurer* (1974–1975), *A. Tschager* (1974–1975)
Spaltöffnungsverhalten: *Ch. Körner* (1973–1975)
Wasserhaushalt: *Ch. Körner* (1973–1975), A. Cernusca (1974)
Ökopathologische Messungen an Zwergsträuchern:
Streßeffekte auf Lebensfunktionen: *G. Grabherr* (1971–1973), *Ch. Körner* (1973–1975), *J. Wagner* (1974–1975)
Klimaresistenz: W. Larcher (1970–1973), *G. Meyer* (1971–1974), *M. Eccher* (1975–1978)
Ökologische Modelle, Modellüberprüfung: A. Cernusca (ab 1975)

Feststellung der Stoffproduktion und des Phytomassevorrates bezeichnender Zwergstrauchbestände am Unterrand und am Oberrand der alpinen Zwergstrauch-

heide für den globalen Datenvergleich und als Anschlußgrundlage für weitere ökologische Studien, insbesondere für mikrobiologische und zoologische Untersuchungen (Level I).

Bestimmung des Energiegehalts der Pflanzenmasse zur Berechnung der jährlichen Energiebindung und der Verwertung der Sonnenenergie durch die Zwergstrauchbestände (Level I).

Analyse der stofflichen Zusammensetzung der Pflanzenmasse im Hinblick auf ihre Bedeutung im Stoffkreislauf (insbesondere Mineralstoffkreislauf) und für den Nahrungstransfer (Eiweißstoffe, energiereiche organische Verbindungen); Charakterisierung zwergstrauchspezifischer Besonderheiten des Assimilathaushalts, insbesondere der Assimilatverteilung und -verwertung in der Pflanze (Level I, teilweise Level II).

Laboratoriumsuntersuchungen des Leistungsvermögens und der Faktorenabhängigkeit des CO_2-Gaswechsels bestandbildender Arten zur Gewinnung ökophysiologischer Kenndaten des Kohlenstoffhaushalts von Zwergsträuchern. Unter Ausnützung des homogenen Aufbaues der Loiseleuriaheide sollte außerdem die Grundsatzfrage nach dem Einfluß der Bestandbildung und der Bestandesdichte auf die photosynthetische Leistung der Einzelpflanzen im Bestand aufgeklärt werden (Level III).

Messung der Bestandesverdunstung und der Wasserdampfabgabe durch Einzelpflanzen bei verschiedenen Witterungsbedingungen für die Analyse der Austauschprozesse, vor allem der Wasserdampf- und CO_2-Diffusion der Zwergsträucher unter Standortbedingungen (Level III).

Resistenzverhalten der wichtigsten Vertreter der Zwergstrauchheide gegen extreme Temperaturen und Austrocknung, Wirkungen von Kälte und Hitze auf das Photosynthesevermögen zur Beurteilung ihrer klimatischen Belastbarkeit (Level III).

Standortcharakterisierende Untersuchungen:

1. Physikalische und chemische Analyse der Böden, bodenkundliche Typisierung.

2. Erfassung des Lokalklimas am Unterrand und am Oberrand des Zwergstrauchgürtels zur Beurteilung der Lebensbedingungen, insbesondere auch der klimatischen Beanspruchung der Pflanzen in der subalpinen und alpinen Stufe.

3. Dauerregistrierung des Mikroklimas verschiedener Zwergstrauchbestände zur Berechnung des Energie- und Wasserhaushalts der Pflanzendecke und als Datengrundlage für die Ausarbeitung von Produktionsmodellen (Level III).

2. 2. *Methodik*

In der Methodik wurde größtmögliche Arbeitsökonomie dadurch angestrebt, daß Freilandmessungen und Laboratoriumsmessungen einander ergänzen sollten. Freilandmessungen geben unmittelbar Aufschluß über das Verhalten der Pflanze im Wechselspiel der Umweltfaktoren auf ihrem Standort. Besonders im Gebirge sind ökologische Messungen jedoch mit überaus großem zeitlichen, personellen und apparativen Aufwand verbunden. Die empfindlichen Präzisionsinstrumente müssen vor Witterungseinflüssen und Beschädigung durch Unbefugte geschützt untergebracht, mit Energie versorgt, ständig beaufsichtigt und gewartet werden. Laboratoriumsversuche erbringen verhältnismäßig schnell und unter definierten, methodisch gut beherrschbaren Bedingungen eine große Zahl reproduzierbarer Daten über das physiologische Verhalten der Pflanzen unter der Einwirkung einzeln oder gruppenweise beliebig variierbarer Außenfaktoren. Im Laboratorium gewonnene Daten eignen sich hervorragend zur Charakterisierung und Typisierung des spezifischen Verhaltens verschiedener Pflanzen; sie gelten nicht nur für einen bestimmten Meßplatz oder einen Meßzeitpunkt, sondern sind vielseitig verwertbar. Allerdings sollten Laboratoriumsdaten, die für Hochrechnungen und ökologische Aussagen verwendet werden, durch Direktmessungen am Standort verifiziert werden; dies kann aber gezielt und daher zeitsparend geschehen.

Für die Durchführung des Meßprogrammes mußte eine Vielzahl von Methoden eingesetzt werden, über die die Tabelle 2 einen Überblick gibt. Die verschiedenen Verfahren sind eingehend in den Publikationen über Teilbereiche des Forschungsprojekts beschrieben, die im Literaturverzeichnis angeführt sind.

2. 3. *Projektablauf*

In der Vorbereitungsphase 1969 bis 1970 wurden pflanzensoziologisch bezeichnende, möglichst homogene Bestandesausschnitte als Probenentnahmeflächen ausgewählt und gegen ein Eindringen von Weidevieh und Betreten durch Bergwanderer abgesichert. Registrieranlagen für die klimatologischen Standardmessungen wurden errichtet und Meßfühler ausgelegt. Die in Aussicht genommenen Methoden wurden geprüft, programmgerecht adaptiert und eingeübt.

Tabelle 2: Methodenübersicht

Untersuchungsziel	Meßgröße	Meßverfahren, Meßeinrichtung
Klima		
Strahlung	Globalstrahlung	Sternpyranometer
	Beleuchtungsstärke im Bestand	Selenphotozellen mit Pt-Opalfilter
	Photonenstromdichte (PhAR)	Photonenstrom-Meßger. (Lambda Instr.)
	Strahlungsbilanz	Lupolen-Radiometer
Temperatur	Lufttemperaturen (Höhenprofil)	Pt-Widerstandsthermometer, Hg-Thermometer
	Blatt- und Sproßtemperaturen	Pt-Widerstandsthermometer, Fe-Konstantan-Thermoelemente, IR-Strahlungsthermometer
	Bodentemperaturen (Profil)	Pt-Widerstandsthermometer
	Bodenwärmestrom	Wärmestrom-Meßplättchen
Luftfeuchte	Profil über und im Bestand	elektr. Aspirationspsychrometer
Potentielle Evaporation	in und über dem Bestand	automatische Piche-Atmometer, Verdunstungswannen mit Niveaumessung
Wind	Richtung	Windrichtungsmelder
	Geschwindigkeit (Profil)	leicht anlaufende Kontaktanemometer, Hitzdrahtanemometer
Niederschlag	Freilandniederschlag (Menge)	Kleintotalisatoren
	Durchlaß im Bestand	Glaswannen mit Auffangbehälter, Bestandestrichter
	Niederschlagdauer	Niederschlagmelder
	Schneehöhe	Pegelmessung, photographische Schneelagenregistrierung
Registrierung	Eintreffzeitpunkt, Andauer, Häufigkeit	Mehrfachschreiber; Datenerfassungsanlage und Integratoren nach CERNUSCA
Boden		
Chemismus	Gehalt an organ. Substanz	Glühverlust
	Elementaranalyse	chemisch-analyt. Standardmethoden
	Stickstoffmineralisationsrate	Bestimmung des Mineralstickstoffgehalts vor und nach 6 Wochen Freilandlagerung
Physikalische Eigenschaften	Korngrößenverteilung	Kombiniertes Sieb- und Sedimentationsverfahren
	Porenvolumen	rechnerisch aus der Differenz Gesamtvolumen minus Substanzvolumen
	Spezifisches Gewicht	Xylol-Einfließversuch
	Bodenreaktion	elektrometrisch in 0,1 n KCl
Wasserhaushalt	max. Wasserkapazität	Aufsättigen der Bodenproben und Abtropfenlassen (0,01 bar)
	min. Wasserkapazität	Absaugen bei 0,33 bar
	Bodensaugspannung	bis 0,33 bar mit Unterdruckmethode, bis 15 bar mit Überdruckmethode (Richardsche Druckapparatur) 50 bar mit Hygroskopizitätsmethode Na_2SO_4-Lösung)

Tabelle 2: Methodenübersicht (Fortsetzung)

Untersuchungsziel	Meßgröße	Meßverfahren, Meßeinrichtung
Bodenwasserhaushalt (Fortsetzung)	Abfluß	Abfangen des Abflusses von abgegrenzten Flächen
	Versickerung	Lysimetrische Versickerungswannen
	Bodenverdunstung	Berechnung aus tageszeitlicher Änderung des Bodenwassergehalts
Phytomasse		
Morphometrie	Trockensubstanz (TS)	Trocknung bei 80° C
	Blatt- und Sproßoberflächen	Photoplanimeter, Glasperlenmethode nach THOMPSON und LEYTON
Produktivität	Phytomassenänderung	Erntemethode, Clipping-Methode
Energiebindung	Energievorrat der TS	Adiabatische Calorimetrie
Chemismus	Plastidenpigmente	Spektralphotometrie nach Dünnschichtchromatographie
	Protein	Rohprotein über N-Bestimmung (KJELDAHL); lösl. Protein nach TCA-Extraktion, mit Folin-Reagens
	Lipide	gravimetrisch nach Soxhletextraktion mit Petroläther; histochemisch
	Stärke	histochemisch; quantitativ mit JKJ; nach Säurehydrolyse mit Anthron
	lösliche Kohlenhydrate	colorimetrisch mit Nelson-Reagens und Anthron-Reagens
	Gerüstsubstanz	Berechnung aus Extraktionsrückstand
	Asche	Trockene Veraschung bei 500° C; nasser Aufschluß in $HNO_3 + HClO_4$
	Elementaranalyse	C über konduktometrische CO_2-Analyse im WOESTHOFF-Gerät N mit der KJELDAHL-Methode P, Fe colorimetrisch K im Quarzspektrometer Ca, Mg im Atomabsorpt.-Spektrometer
Kohlenstoffhaushalt		
Nettophotosynthese	CO_2-Gaswechselintensität	Infrarotgasanalysator (Laboratoriumsmessung im offenen System)
	Gaswechsel-Nullpunkt	Colorimetrische Indikatormethode nach ALVIK (im geschlossenen System)
	Diffusionswiderstände	Diffusionsporometrie
Dunkelatmung	CO_2-Gaswechselintensität	IRGA (Laboratoriumsmessung im offenen System)
	O_2-Gaswechsel, RQ	Warburg-Apparatur
Assimilationshaushalt	Gehalt und Verteilung von Kohlenhydraten	durch quantitative chemische Analyse (vgl. Chemismus)

Tabelle 2: Methodenübersicht (Fortsetzung)

Untersuchungsziel	Meßgröße	Meßverfahren, Meßeinrichtung
Wasserhaushalt		
Transpiration	Wasserabgabe durch Einzelpflanzen	Schnellwägemethode nach STOCKER (abgeschnittene Sprosse)
	Wasserverdunstung von Bestandesausschnitten	Registrierende Kleinlysimeter Evapotranspirometer nach CERNUSCA (Prinzip: Diffusionsporometrie)
	Wasserdampfdiffusion	Halbautomatisches Diffusionsporometer nach KÖRNER
Wasserbilanz	Wassergehalt	gravimetrisch
	Blattsaugspannung	Peltier-Psychrometer
	Xylemsaugspannung	Druckapparatur nach SCHOLANDER
	Osmotischer Druck	Mikrokryoskop nach KREEB
Klimaresistenz		
Kälteresistenz	Aktuelle, minimale und potentielle Resistenz, Gewebegefrierpunkt	Programmkühlung in automatisch gesteuerten Tiefkühltruhen mit thermoelektrischer Überwachung des Gefrierverlaufs
Hitzeresistenz	Aktuelle und maximale Resistenz	Trockene Hitzebehandlung in thermostasiertem Wasserbad
Vitalitätsprüfung	Schädigungsgrad	Bemessung sichtbarer Schädigungssymptome, Austriebsbeobachtung Topographische Tetrazoliummethode

Während der Meßphase 1970 bis 1976 wurde das vorgesehene Programm in schrittweiser Abfolge durchgezogen; leider war es aus personellen und apparativen Gründen nicht möglich, alle voneinander abhängigen Messungen gleichzeitig auszuführen. Tabelle 1 stellt die Mitarbeiter am Projekt vor und gibt Auskunft über die einzelnen Arbeitsbereiche und den jeweiligen Meßzeitraum. Durchgehend mit dem Forschungsprojekt befaßt waren nur W LARCHER und A. CERNUSCA. Da eine Anstellung von Wissenschaftlern im Rahmen des Patscherkofel-Projektes finanziell nicht möglich war, mußte der Großteil der Untersuchungen mit Unterrichtsaufgaben verknüpft (Dissertationen und Magisterarbeiten) oder an freie Mitarbeiter vergeben werden.

2. 4. *Kostenaufwand*

Die Finanzierung des IBP-Projekts „Zwergstrauchheide Patscherkofel" erfolgte über das österreichische Nationalkomitee für das IBP an der Akademie der Wissenschaften. Außerdem bestanden thematische Berührungspunkte zu den vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützten Projekten Nr. 637 und Nr. 782.

Für die Durchführung dieses IBP-Projektes standen insgesamt 1,121.507,10 Schilling zur Verfügung. In den einzelnen Jahren wurden folgende Beträge aufgewendet:

1969: 68.114,60 1973: 389.701,53
1970: 108.149,78 1974: 127.463,88
1971: 212.464,69 1975: 145.140,36
1972: 70.472,26

Goldpreis als Geldwertbemessungsbasis:
1970: 31,– Schilling pro Gramm
1975: 83,– Schilling pro Gramm

3. Untersuchungsgebiet und Probeflächen

Untersuchungsgebiet war der 2246 m hohe* Patscherkofel bei Innsbruck (47°13'N 11°20'E). Der Patscherkofel steht als westlichster Eckpfeiler der Tuxer Voralpen weit vorgeschoben im Einmündungsbereich des Silltales in das mittlere Inntal. In der Eiszeit wirkte sich hier die Schleifwirkung der Gletscher besonders stark aus, wodurch die Gipfelregion, die von schieferigen Biotitgneisen gebildet ist, zu einer flachen Kuppe gerundet wurde (Abb. 1).

Die Vegetation auf dem Patscherkofel ist eingehend bei PISEK und CARTELLIERI (1934), GAMS (1937) und PITSCHMANN et al. (1970) beschrieben. Die Waldgrenze wird von Zirbe *(Pinus cembra)* und Lärche *(Larix decidua)* mit eingesprengten Fichtengruppen *(Picea abies)* gebildet. Sie verläuft am Nordhang in 1920 bis 1950 m MH, am Südhang reicht sie bis 2050 m MH (siehe Abb. 2 und 3). Unmittelbar an der Waldgrenze befindet sich die Bergstation der Seilschwebebahn Igls-Patscherkofel. Durch diese Aufstiegshilfe ist es möglich, das Untersuchungsgebiet von Innsbruck aus innerhalb einer Stunde zu erreichen. Der Zwergstrauchgürtel auf dem Patscherkofel erstreckt sich über 150 bis 200 Höhenmeter mit allen Übergängen vom Rhododendro-Vaccinietum im Auflösungsbereich des Waldes bis zu offenen Loiseleurio-Cetrarieten knapp unter der Gipfelkuppe. Oberhalb des Zwergstrauchgürtels und auf besonders stark windausgesetzten Flächen schließen Krummseggenfragmente und Flechtenheiden an.

Im Zwergstrauchgürtel wechseln je nach Hangrichtung (Strahlungseinfall), Hangneigung, Windwirkung und Schneebedeckungsdauer die Wuchshöhe, die Bestandesdichte und die floristische Zusammensetzung der Pflanzendecke auf engstem Raum. Es war daher nicht leicht, ausreichend große Probeflächen zu finden, auf denen jahrelang vergleich-

* Als Gipfelhöhe für den Patscherkofel wird manchmal 2247 m angegeben.

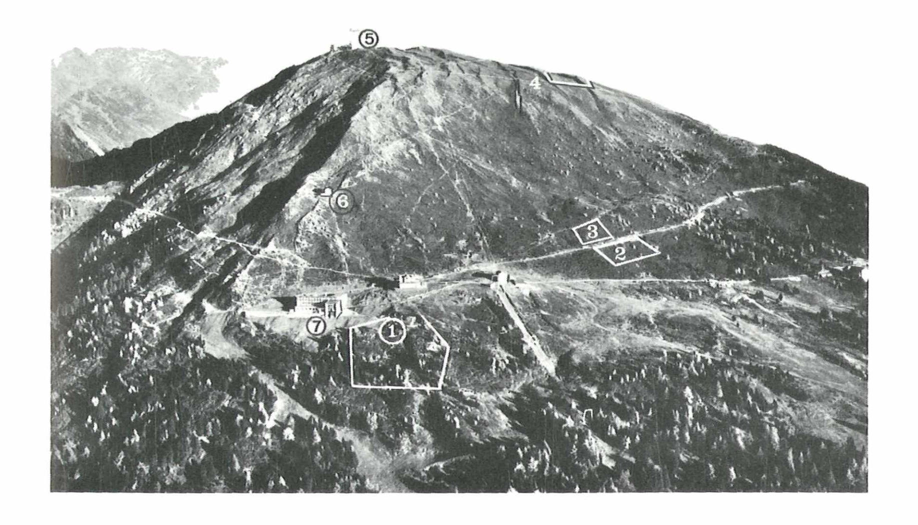


Abb. 1: Blick auf den Patscherkofelgipfel aus nordwestlicher Richtung mit 1 – Alpengarten der Universität Innsbruck, 1920 m, 2 – Probefläche „Vaccinienheide 1980 m", 3 – Probefläche „Loiseleuriaheide 2000 m", 4 – Probefläche „Loiseleurietum 2175 m", 5 – Fernsehrelais mit Wetterstation 2247 m, 6 – Aufgelassene Wetterstation 2045 m, 7 – Bergstation der Seilbahn Igls–Patscherkofel. Luftaufnahme am 6. Oktober 1970 durch Alpine Luftbild Ges. m. b. H. Innsbruck; freigegeben vom Bundesministerium für Landesverteidigung mit Zl. 16548.

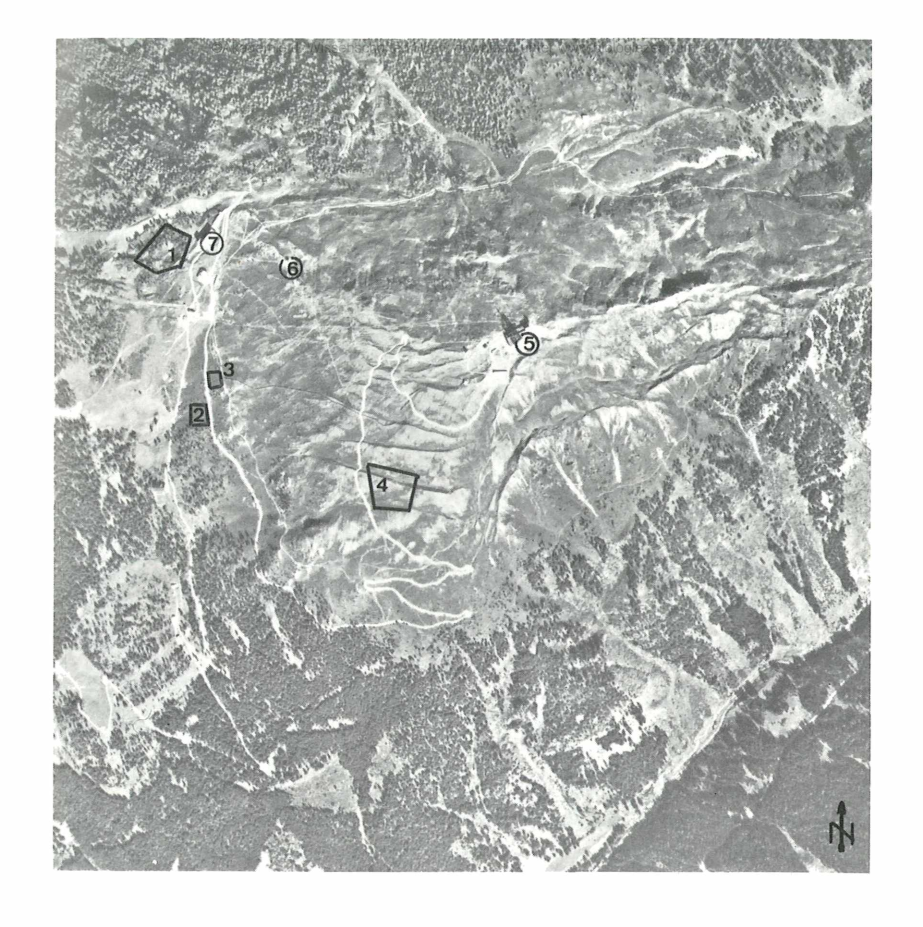


Abb. 2: Blick auf den Patscherkofelgipfel von oben. Bedeutung der Ziffern wie in Abb. 1; man beachte den Verlauf der Waldgrenze. Luftaufnahme am 8. September 1973, 10.45 Uhr, durch Bundesamt für Eich- und Vermessungswesen (Landesaufnahme) in Wien. Vervielfältigt mit Genehmigung dieses Bundesamtes G. Z. L. 60.748/77.

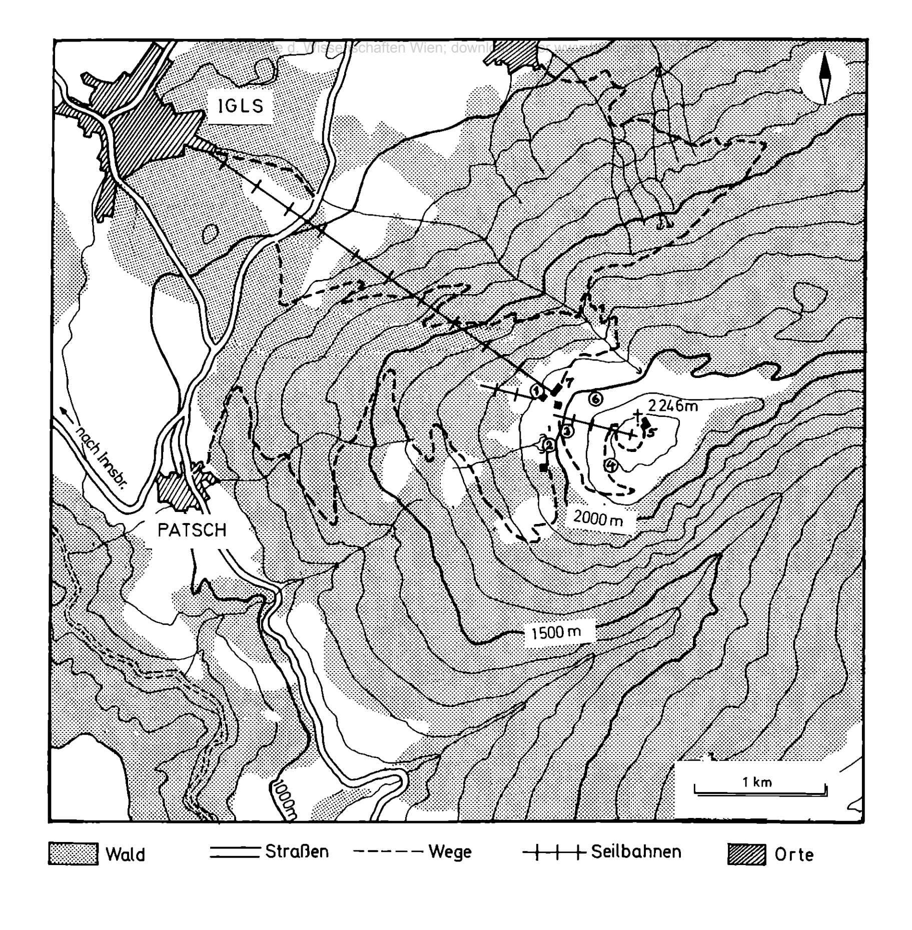


Abb. 3: Lageskizze für das Patscherkofelgebiet. Bezeichnungen wie in Abb. 1. Aus: LARCHER et al. (1973 a).

Abb. 4: a) Oberrand des *Loiseleurio-Cetrarietums* im Spätwinter mit charakteristischer Schneeverteilung im Gelände. Windexponierte, süd- und südwestgeneigte Hänge sind aper, Mulden sind mit Schnee gefüllt. Die dunklen Flecken im Vordergrund sind Loiseleuriaspaliere. Aufnahme am 7 März 1977 aus 2190 m MH (J. WAGNER).
b) Unterrand der *Vaccinienheide* im Frühsommer. Links ein Rhododendrongebüsch, rechts die Waldgrenze. Aufname am 21. Juni 1977 aus 1980 m MH (W. LARCHER).

bare Untersuchungsproben (Vegetationsziegel) in ausreichender Menge entnommen werden konnten, ohne daß dadurch die Pflanzendecke empfindlich gestört oder gar zerstört würde. Durch gezielte, die Vegetationszusammensetzung berücksichtigende Probenentnahmen konnten jedoch statistisch auswertbare Ergebnisse gewonnen werden.

Als Probeflächen wurden ökologisch bezeichnende Ausprägungsformen einerseits am Unterrand des Zwergstrauchgürtels, andererseits an dessen Obergrenze ausgewählt, um die Standortbedingungen und die Variabilität des Produktionsverhaltens der Zwergstrauchheide in ihrer vollen ökologischen Amplitude zu erfassen. Die Lage der Probeflächen ist in den Abbildungen 1, 2 und 3 eingetragen, Angaben über den Geländecharakter und die Art und Dichte des Bewuchses sind in den Tabellen 3 und 4 zusammengestellt, die Abb. 5 zeigt den Mengenanteil der verschiedenen Wuchsformen am Aufbau der Pflanzendecke.

Tabelle 3: IBP-Versuchsflächen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck.

	Vaccinienheide	Loiseleuriaheide	Loiseleurio-Cetrarietum
Probefläche:			
Meereshöhe	1980–1985 m	1994–2002 m	2170–2180 m
Hangrichtung	WNW	NW	WSW
Hangneigung	25°	30°	18°
Fläche	30 × 30 m	10 × 20 m	20 × 40 m
Horizonteinengung	24,8 %	22,4 %	17,2 %
Pflanzendecke:			
Bedeckungsgrad	100 %	100 %	77 %
Blattflächenindex bei voller Belaubung	5,3	3,4	2,6
Bestandeshöhe	13–18 cm	3–5 cm	3 cm
Eindringtiefe unterirdischer Achsen	10 cm	8 cm	5 cm
Wurzeltiefe	50–70 cm	40 cm	30 cm
Boden:			
Bodentyp	tiefgründiger Eisenpodsol	tiefgründiger Eisenhumuspodsol	flachgründiger Eisenhumuspodsol
Bodenart der Mineralhorizonte	steiniger Grobsand	steiniger Grobsand	steiniger, schwach anlehmiger Feinsand
Humusform	Rohhumus	Rohhumus	Rohhumus
Muttergestein	Schiefergneise und Quarzphyllit	Schiefergneise und Quarzphyllit	Schieferige Biotitgneise

Tabelle 4: Floristische Zusammensetzung der untersuchten Zwergstrauchbestände. Artenmächtigkeit nach BRAUN-BLANQUET. Aufnahme G. GRABHERR.

Pflanzenarten	Vaccinienheide 1980 m	Loiseleuriaheide 2000 m	Loiseleurietum 2175 m
Zwergsträucher			
Vaccinium myrtillus L.	3	+	
Vaccinium uliginosum L.	2	1	2
Vaccinium vitis-idaea L.	1	1	1
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	1	5	3
Calluna vulgaris (L.) Hull.	2	+	1
Krautige Blütenpflanzen			
Minuartia recurva (All.) Sch. & Th.			+
Primula minima L.			+
Phyteuma hemisphaericum L.			r
Veronica bellidioides L.			r
Melampyrum pratense L. ssp. *alpestre* (Brügg.) Ronn.	1		
Euphrasia minima Jacq.			r
Gentiana kochiana Perr. & Song.			+
Antennaria dioica (L.) Gaertn.			+
Homogyne alpina (L.) Cass.			
Senecio incanus L. ssp. *carniolicus* (Willd.) Br. Bl.			+
Tanacetum alpinum (L.) C. H. Schultz			r
Arnica montana L.			r
Leontodon sp.			+
Deschampsia flexuosa (L.) Trin.	+	+	
Nardus stricta L.		+	
Avena versicolor Vill.			+
Anthoxanthum odoratum L.			+
Agrostis rupestris All.			+
Luzula campestris (L.) Dc ssp. *multiflora* (Retz.) Buch.			+
Carex brunescens (Pers.) Poir.			
Carex curvula All.			+
Juncus trifidus L.			+
Moose			
Pleurozium schreberi (Willd.)	1		
Hylocomium splendens (Hedw.) Br.	+		
Polytrichum juniperinum Willd.			+
Dicranum sp.	+		+
Flechten			
Cetraria islandica (L.) Ach.	1	1	2
Cetraria nivalis (L.) Ach.			+
Cetraria crispa (Ach.) Nyl.			+
Cetraria cucullata (Bell.) Ach.		+	1
Cladonia rangiferina (L.) Weber		+	
Cladonia arbuscula (Wallr.) Rabenh.	+	+	1
Cladonia pyxidata (L.) Fries		+	1
Alectoria ochroleuca (Hoffm.) Mass		1	1
Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach.			+

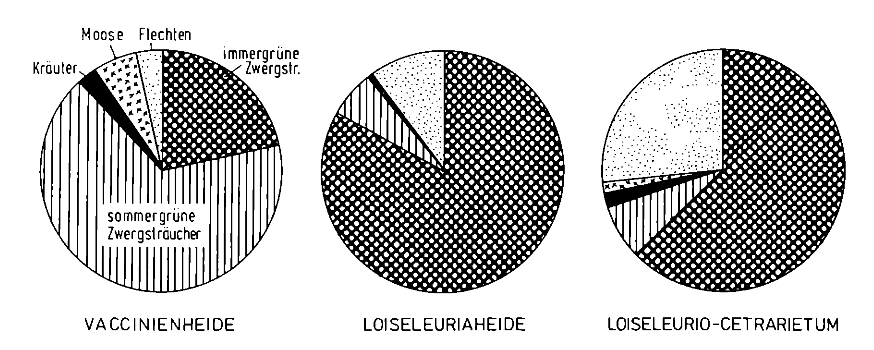


Abb. 5: Relativer Anteil verschiedener Wuchsformen an der Zusammensetzung der Zwergstrauchbestände auf dem Patscherkofel. Die Sektoren entsprechen dem prozentualen Gewichtsanteil an der oberirdischen Trockensubstanz. Nach Biomassebestimmungen von L. SCHMIDT.

Probefläche „Vaccinienheide 1980 m MH“ (Abb. 4b): Subalpine moosreiche Heidelbeer-Rauschbeergesellschaft („Dichte Heidelbeerheide“, NEUWINGER 1965) in einer windgeschützten Mulde mit winterlichem Schneeschutz. Ersatzgesellschaft zwischen niederwüchsigen Lärchengruppen auf ursprünglich bewaldetem Gebiet.

Probefläche „Loiseleuriaheide 2000 m MH“: Bodendeckender, dichter, sehr homogener, fast vollständig von *Loiseleuria procumbens* aufgebauter Bestand auf einem windexponierten, im Winter häufig schneefreien Hang im subalpinen Bereich des Zwergstrauchgürtels an einer Stelle, wo Beerenheiden durch den mikroklimatischen Charakter des Standorts nicht aufkommen.

Probefläche „Loiseleurietum 2175 m MH“ (Abb. 4a): Offene flechtenreiche spalierwüchsige Gemsheide (Loiseleurio-Cetrarietum BRAUN-BLANQUET et al. 1954) mit *Calluna vulgaris* und *Alectoria ochroleuca* auf extrem windgefegten, treppenförmig erodierten, wenig geneigten Hängen der alpinen Stufe.

Alpengarten der Universität Innsbruck 1920 m MH (nähere Beschreibung bei PISEK 1964): An Pflanzen aus natürlichen Beständen des Alpengartens der Universität wurden seit 1930 immer wieder ökophysiologische Untersuchungen durchgeführt, deren Ergebnisse dem IBP-Projekt unmittelbar zugute kommen. Außerdem wurden standortkundliche Intensivmessungen parallel zum

IBP-Projekt entlang einem geländebedingten Ökoton von einer windgeschützten Rhododendronmulde über einen etwas stärker bewindeten Vaccinienhang zu einem stark windbelasteten, schneearmen und stärker besonnten Loiseleuriastandort durchgeführt (Cernusca 1976 b).

4. Standortkundliche Untersuchungen

4. 1. Boden

Auf den schieferigen Biotitgneisen der Gipfelregion des Patscherkofels entwickeln sich steinig-sandige, gut durchlüftete, stark s a u r e E i s e n p o d s o l b ö d e n m i t m ä c h t i g e n R o h h u

Tabelle 5: Charakteristik der Böden der Probeflächen
Nach Analysen von I. Neuwinger (a), H. Guggenberger (b), H. Rehder (c) und

Probefläche	Horizont	Mächtigkeit cm	Volumgewicht in natürlicher Lagerung $g \cdot l^{-1}$	Porenvolumen %	Wasserkapazität bei 0,01 bar in Vol.%	Org. Trockensubstanz in Gewichts%	C-Gehalt des Bodens %*	N-Gehalt des Bodens %
Vaccinienheide	L	(2)–3–(4)	–	–	–	92	46,0	–
	O_f	(5)–7–(8)	190	87	} 79	87	43,5	1,8
	O_h	(15)–18–(20)	220	84		89	44,5	1,3
	A_e	(2)–5–(10)	–	–	–	49	28,4	0,9
	$B_{h/s1}$	(10)–18–(30)	–	–	–	11	6,4	0,4
	B_{s2}	(10)–15–(30)	–	–	–	5	2,9	0,2
	B_s/C_v	(30)–35–(40)	–	–	–	2	1,2	0,1
Loiseleuriaheide	L	1–2	–	–	–	91	45,5	0,7
	O_f	(3)–4–(5)	203	84	} 75	86	43,0	0,7
	O_h	(10)–15–(20)	246	83		87	43,5	1,2
	O_h/A_h	(2)–3–(10)	–	–	–	81	40,5	1,0
	A_e/Brandh.	(2)–3–(10)	–	–	–	13	7,5	0,3
	B_h	(5)–8–(10)	–	–	–	12	7,0	0,6
	B_s	(15)–18–(20)	–	–	–	4	2,3	0,2
	B_s/C_v	(20)–25–(30)	–	–	–	3	1,7	0,1
Loiseleurio-Cetrarietum	L	(0)–1–(2)	–	–	–	78	39,0	–
	O_h/A_h	(5)–10–(15)	454	75	66	30	15,0	0,7
	B_h	(10)–20–(30)	–	–	–	9	5,5	0,3
	B_s/C_v	(15)–22–(30)	–	–	–	1	0,6	0,1
	(a)	(a, b)	(b)	(b)	(b)	(a, b)	(a)	(a)

berechnet aus dem Gehalt des Bodens an organischer Trockensubstanz und dem Stickstoff-Nettomineralisierungsrate (NO_3-N + NH_4-N) im Durchschnitt über die

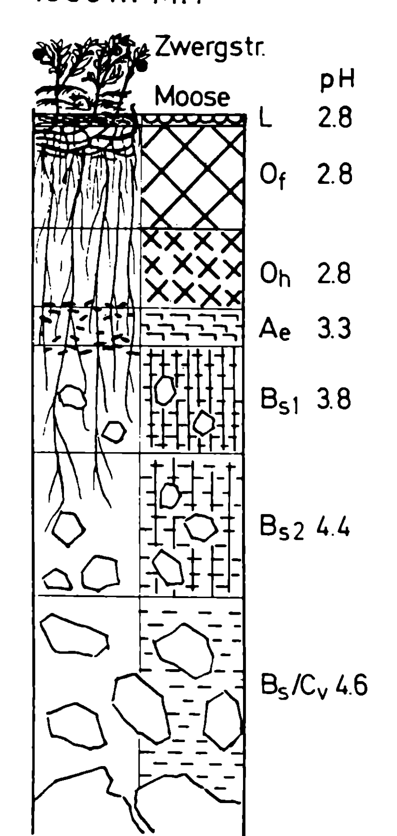
m u s a u f l a g e n (Abb. 6). Die Humushorizonte sind – besonders im subalpinen Bereich der Zwergstrauchheide – reich an organischer Substanz (Abb. 5). In diesen Böden lassen verkohlte Brandreste im Bereich des Auswaschungshorizonts darauf schließen, daß sich der rezente Boden aus einem Zirbenwaldboden entwickelt hat. Nach Bestimmungen von H. REHDER ist die Nettomineralisationsrate extrem niedrig: Während des schneefreien Zeitraums setzt sie im Durchschnitt am Unterrand der Zwergstrauchheide nur 3 bis 4 kg $N.ha^{-1}$, im offenen Loiseleurietum nur etwa 1,4 kg $N.ha^{-1}$ frei. In der Zwergstrauchheide ist daher der Großteil sowohl des Kohlenstoffvorrates (Abb. 7) als auch des Stickstoffvorrates (Abb. 8) im Humus gebunden.

in der Zwergstrauchheide Patscherkofel.
Höhere Bundeslehr- und Versuchsanstalt für Gartenbau Wien, Prof. Dr. F. KLINGER (d).

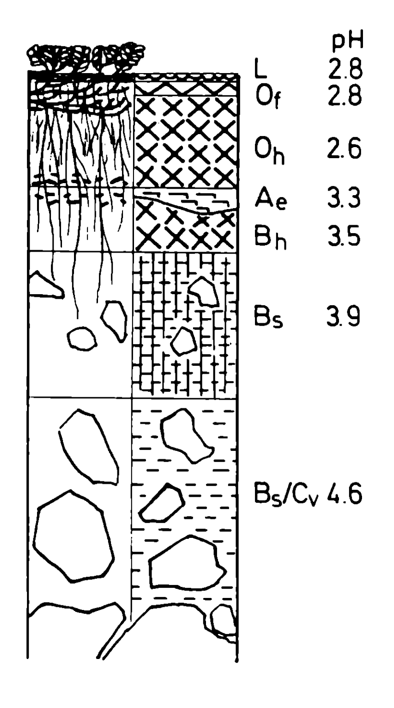
C/N	Stickstoffmineralisierung kg $N \cdot ha^{-1}$ pro Woche**	P_2O_5	K_2O	Mg	% $CaCO_3$ (Meth. Scheibler)	Spurenelemente (ppm im EDTA-Auszug) Fe	Mn	Zn	Cu	B
		mg in 100 g Boden (Lactatauszug)								
–	0,022	–	–	–	–	–	–	–	–	–
24 1	0,033	8	10	23	0	380	15	1	6	0,1
34 1	0,026									
32 1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
16 1	–	34	10	29	0	350	10	0,5	3	0,2
15 1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
12 1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
65 1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
61 1	0,038	12	17	23	0	490	10	1	3	0,15
36 : 1	0,140									
41 1	0,026	–	–	–	–	–	–	–	–	–
25 1	–	12	10	23	0,2	610	15	1	1	0,2
12 1	–	38	10	29	0	460	18	2	1	0,2
12 1	–	30	10	29	0	140	20	1	1	0,2
17 1	–	14	10	18	0	110	18	1	1	0,15
–	0,056	–	–	–	–	–	–	–	–	–
21 1		20	10	22	0	730	20	3	1	0,15
18 1	0,033	30	5	20	0	480	22	1	1	0,15
6 1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
(a)	(c)	(d)	(d)	(d)	(d)	(d)	(d)	(d)	(d)	(d)

mittleren C-Gehalt d. org. TS (humusreiche Horizonte 50 % C, Mineralhorizonte 58 % C).
Vegetationsperiode.

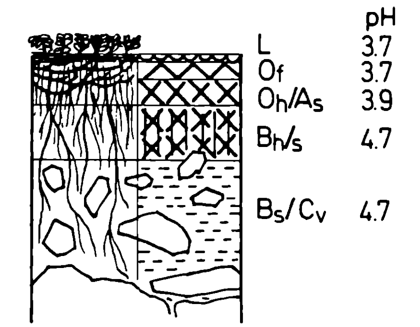
Vaccinienheide
1980 m MH



Loiseleuriaheide
2000 m MH



Loiseleurietum
2175 m MH



Streu
Moder
Brandhorizont
Bleichsand
verlagerte Oxyde
Sand
Steine

Abb. 6: Bodenprofile von den drei Probeflächen. Nach I. NEUWINGER.

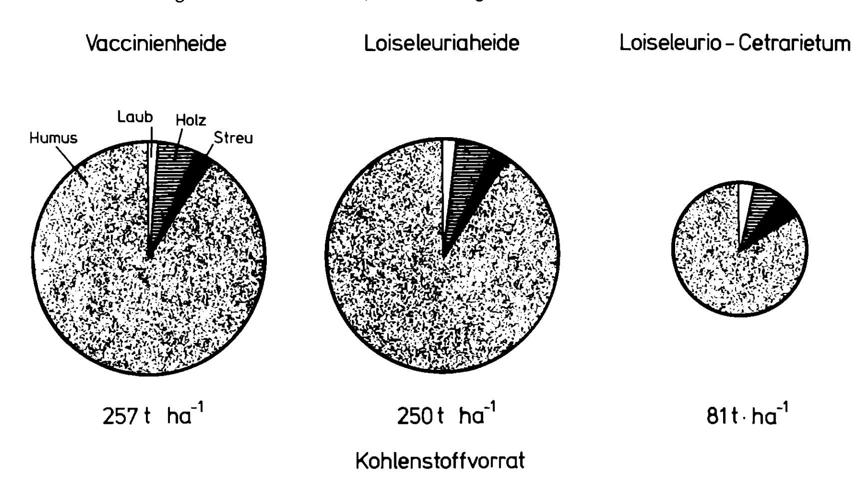


Abb. 7: Kohlenstoffvorrat in Laub, verholzten Teilen, Streu und Humus der drei Probeflächen auf dem Patscherkofel. Die Kreisflächen verhalten sich zueinander wie die Kohlenstoffgehalte der verglichenen Bereiche der Zwergstrauchheide. Nach Daten der Tabellen 5, 11 und 16.

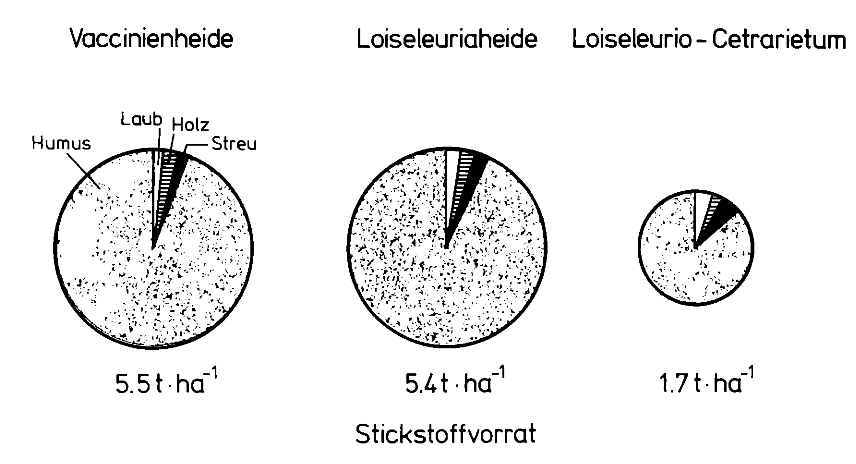


Abb. 8: Stickstoffvorrat in der Pflanzendecke, der Streu und im Humus der drei Probeflächen auf dem Patscherkofel. Nach Daten der Tabellen 5 und 11.

Die Verwitterungshorizonte sind reich an Kalium, Magnesium und Eisen (starke Freisetzung aus Glimmern), die übrigen Nährelemente (besonders Ca) und Spurenelemente sind schlecht verfügbar (Tab. 5), Phosphate liegen in schwer aufschließbarer Form vor.

4. 2. Klima

Das Klima oberhalb der Waldgrenze auf dem Patscherkofel ist vor allem durch das geringe Wärmeangebot und die große Häufigkeit und Stärke des Windes gekennzeichnet (WINKLER 1963, WINKLER und MOSER 1967, LARCHER et al. 1973a, dort auch Klimadiagramm). Ökologisch wichtige Klimadaten für die Beobachtungsperiode 1970–1975 sind in den Tabellen 6 und 7 zusammengestellt, die Angaben in Tab. 7 geben Aufschluß über den Witterungscharakter der einzelnen Beobachtungsjahre. Tab. 8 zeigt geländeklimatische und mikroklimatische Temperaturunterschiede im Bereich des Zwergstrauchgürtels auf.

Die Jahresmitteltemperatur beträgt am Gipfel des Patscherkofel −0,5° C, am Unterrand des Zwergstrauchgürtels +2,2° C. In der Gipfelregion können Frost und Schneefall jederzeit im Jahr auftreten. Am Patscherkofelgipfel beträgt die Windgeschwindigkeit im mehrjährigen Durchschnitt 5,4 $m.s^{-1}$, Windgeschwindigkeiten von etwa 4 $m.s^{-1}$ sind am häufigsten, Sturm kommt mit 15 bis 20 $m.s^{-1}$ an mehr als 5 % aller Tage vor (CERNUSCA 1976 b). Die Bewölkung ist am größten im Frühjahr und Frühsommer, am geringsten im Herbst und Winter. Von der Jahressumme der Globalstrahlung entfallen etwa 60 % auf die Periode Mai bis September. In diesem Zeitraum ist die Häufigkeit und Ergiebigkeit der Niederschläge am größten. Schnee liegt auf der Vaccinienheide im Durchschnitt 6 Monate lang, auf der Loiseleuriaheide 4 bis 5 Monate, auf dem Loiseleurio-Cetrarietum bildet sich wegen der starken Windverfrachtung eine Schneedecke auch im Winter nur stellenweise aus (vgl. Abb. 4 b).

Das Strahlungsangebot während der Vegetationsperiode war am größten in den Jahren 1970 und 1971, am geringsten im Jahr 1972. Das Jahr mit der niedrigsten Frühjahrstemperatur und dementsprechend mit der spätesten Schneeschmelze war 1970, das Jahr mit dem mildesten Winter, den höchsten Frühjahrstemperaturen und der frühesten Schneeschmelze war 1971. Der Sommer war 1973 besonders warm, 1972 besonders kühl. Der trockenste Sommer herrschte im Jahr 1971, der schneeärmste Winter war 1971/72.

Das von der Höhenlage und dem Geländerelief abhängige Kleinklima (Geländeklima) weicht besonders auf Gebirgsstandorten zuweilen erheblich vom Großklima ab. Tabelle 8 veranschaulicht diesen Unterschied durch den Vergleich der Lufttemperaturen des Jahres 1972 auf dem Patscherkofelgipfel und in dem etwa 130 m tiefer gelegenen Alpengarten der Universität. Besonders große Unterschiede zeigen sich in den Mitteltemperaturen und in der Zahl der Frosttage.

Tabelle 6: *Klimadaten der Wetterstation Patscherkofel-Gipfel (2247 m MH).* Mittel über die Beobachtungsperiode 1970 bis 1975 (berechnet nach Angaben in den Jahrbüchern der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik). Die Globalstrahlungssummen wurden von A. CERNUSCA über ein vereinfachtes Korrelationsmodell aus Aufzeichnungen des Instituts für Meteorologie und Geophysik der Universität Innsbruck berechnet.

	Jan.	Feb.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr	
Globalstrahlung	19,8	26,4	43,1	47,8	57,4	58,0	62,2	56,0	45,9	32,4	20,2	18,0	487,3	$kJ \cdot cm^{-2}$
Sonnenscheindauer	121,0	113,2	146,8	143,7	181,5	182,5	221,3	231,5	213,7	175,3	120,7	135,0	1986,0	h
Prozent der örtlich möglichen Sonnenscheindauer	*47,3*	*41,5*	*41,7*	*37,0*	*40,8*	*40,8*	*48,8*	*55,2*	*58,8*	*53,7*	*45,5*	*56,5*	*47,2*	%
heitere Tage	4,7	4,3	3,0	1,2	0,7	0,5	2,7	2,8	4,3	7,8	3,8	8,6	45,2	d
trübe Tage	8,0	10,2	11,3	13,5	11,5	11,3	8,5	8,5	6,2	8,5	9,7	8,0	115,3	d
Abs. Temperaturmaximum	9,0	4,6	6,8	7,3	13,8	17,4	20,6	**21,6**	**21,6**	13,1	10,7	7,9	21,6	°C
	(1974)	(1973)	(1974)	(1971)	(1971)	(1970)	(1972)	**(1971)**	**(1971)**	(1971)	(1970)	(1971)	(1971)	
Mittel der abs. Temperaturmaxima	3,2	2,3	3,3	6,2	10,7	15,3	18,0	19,4	16,1	10,0	7,1	4,9	19,9	°C
Mitteltemperatur	– 4,5	– 7,6	– 6,6	– 3,8	1,4	4,6	7,1	8,3	4,8	0,1	– 3,5	– 4,7	– 0,5	°C
Mittel der abs. Temperaturminima	–14,3	–17,1	–19,2	–12,6	– 6,9	– 3,9	– 2,8	– 1,1	– 5,0	–11,1	–16,3	–17,7	–20,2	°C
Abs. Temperaturminimum	–20,7	–21,4	**–26,3**	–16,0	–10,5	– 6,3	– 3,7	– 3,4	– 7,7	–12,7	–19,8	–22,6	–26,3	°C
	(1971)	(1970)	**(1971)**	(1970)	(1970)	(1975)	(1970)	(1972)	(1971)	(1974)	(1973)	(1973)	(1971)	
Frosttage (Min. ≤ 0)	31	28	31	27,7	19,7	5,5	7,5	6,2	9,7	20,5	25,5	29,3	237,3	d
Eistage (Max. ≤ 0)	26,7	24,2	20,8	9,2	2,7	1,3	0,3	0,5	3,2	11,2	16,5	20,2	147,8	d
Niederschlag	47,0	48,7	41,0	71,7	73,2	105,3	122,8	138,3	72,5	63,2	61,5	49,8	898,8	mm
Tage mit Niederschlag	11,5	14,3	14,3	19,3	17,0	21,2	22,0	20,8	16,0	12,5	14,3	12,3	195,7	d
Mittlere Windgeschwindigkeit	6,9	6,4	6,3	5,4	6,2	4,8	4,2	3,9	4,9	4,8	6,7	6,8	5,5	$m \cdot s^{-1}$
Tage mit Sturm ($\leq 10\ m \cdot s^{-1}$)	12,5	11,3	10,2	7,3	9,5	5,3	3,7	4,3	7,0	6,8	12,2	10,3	97,2	d

Tabelle 7: *Strahlung, Lufttemperatur und Niederschlag in den Jahren 1970–1975*. Nach Aufzeichnungen der Wetterstation Patscherkofel-Gipfel (2247 m MH); Angaben über Schneebedeckung nach Beobachtungen von Projektmitarbeitern.

	1970	1971	1972	1973	1974	1975	Periode 1970–1975
Strahlung							
Jahressumme	479,8	523,9	479,0	482,8	481,6	477,0	487,3 kJ·cm^{-2}
Juni – September (b)	232,3	241,2	210,5	213,0	223,7	212,2	222,1 kJ·cm^{-2}
Sonnenscheindauer							
Jahressumme	1829	2231	1983	1951	1850	2072	1986,0 h
Juni – September (b)	222	236	192	202	215	208	212,3 h
Temperatur							
Jahresmitteltemperatur	–1,0	–0,1	–0,5	–0,6	–0,9	0,1	–0,5° C
Mitteltemperatur Jänner – März (d)	–8,6	–8,5	–5,1	–7,3	–4,8	–5,6	–6,2° C
Mitteltemperatur April und Mai (a)	–3,2	1,5	–1,4	–1,9	–1,6	–0,6	–1,2° C
Mitteltemperatur Juni – September (b)	6,8	6,2	4,9	7,1	5,8	6,5	6,2° C
Mitteltemperatur Oktober (c)	1,5	3,4	0,0	0,8	–6,2	0,9	0,1° C
Zeitraum mit Tagesmitteltemperatur regelmäßig > 5° C	Juni – Oktober	Mai – Oktober	Mai – Oktober	Mai – Oktober	Mai – September	Mai – Oktober	
Zahl der Tage mit Mitteltemp. ≥ 10° C	25	29	22	47	27	35	30,8
Abs. Temperaturminimum Jänner – März	–21,4 (II)	–26,3 (III)	–13,6 (I)	–21,0 (II)	–13,6 (II)	–14,2 (III)	–26,3° C
Abs. Temperaturminimum Mai	–10,5	–3,4	–8,7	–5,8	–5,5	–7,3	–10,5° C
Abs. Temperaturminimum Juni – Sept.	–3,8 (VI, IX)	–7,7 (IX)	–6,3 (IX)	–4,4 (IX)	–5,4 (IX)	–6.3 (IV)	– 7,7° C
Abs. Temperaturminimum Oktober	–11,2	–11,6	–11,1	–12,4	–12,7	–7,3	–12,7° C
Frostarmer Zeitraum (> 50% aller Tage ohne Frost	Juni– September	Mai– Oktober	Juni– August	Mai– September	Juni– September	Juli– September	4,5 Monate
Zahl der Tage mit Frost im Zeitraum Juni – September	28	42	41	14	26	22	28,9 d
Niederschlag							
Jahressumme	1135	748	730	887	1062	831	898,8 mm
Niederschlagssumme April – Sept.	686	515	526	547	624	605	583,8 mm
Frühjahrsschneeschmelze in 2000 m MH (Loiseleuriaheide)	3. Dekade Mai	2. Dekade April	2. Dekade Mai	2. Dekade Mai	2. Dekade Mai	2. Dekade Mai	
Winterschneedecke in 2000 m ab	1. Dekade Dezember	1. Dekade Dezember	1. Dekade Dezember	2. Dekade November	3. Dekade September	2. Dekade November	
Schneefreier Zeitraum (e)	*18 Dekaden*	*22 Dekaden*	*19 Dekaden*	*17 Dekaden*	*12 Dekaden*	*17 Dekaden*	*17,5 Dekad.*

(a) Austriebsphase (vgl. Tab. 10)
(b) Hauptwachstumsperiode (vgl. Tab. 10)
(c) Abschluß der Vegetationsperiode (Laubabwurf) und Übergang der Zwergsträucher in den Zustand der Winterruhe
(d) Zeitraum größter Gefährdung der Pflanzen durch Frost und Winterdürre
(e) Probefläche größtenteils oder vollständ. schneefrei; kurzfrist. Schneebedeckung nach Kaltlufteinbrüchen mit Schneefällen möglich.

Das Mikroklima im Bestandesinneren (B i o k l i m a), an der Bestandesoberfläche, der Bodenoberfläche und im Boden weist bemerkenswerte Besonderheiten auf: Gegenüber der Lufttemperatur erscheint die Vaccinienheide durchwegs wärmebegünstigt, in der Loiseleuriaheide ist die Mitteltemperatur ebenfalls erhöht, es treten aber tiefere Temperaturminima und eine größere Zahl von Frosttagen auf. Ganz allgemein ist das Bestandesklima in der Zwergstrauchheide wesentlich wärmer, feuchter und windstiller als das Geländeklima, was dem Wärmehaushalt, dem Wasserhaushalt und insbesondere dem Stoffhaushalt zugute kommt.

In den niederliegenden Zwergstrauchbeständen herrschen steile mikroklimatische Gradienten, die von A. CERNUSCA genau erfaßt und in mehreren Publikationen (CERNUSCA 1976 a, b, c) eingehend in ihrer Abhängigkeit von der geometrischen Struktur der einzelnen Bestände dargestellt sind.

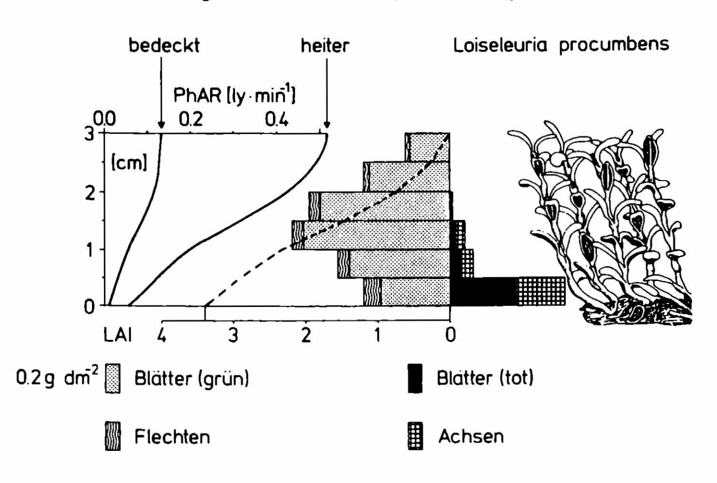
Die Artenzusammensetzung (Wuchsform, Verzweigungsmodus, spezifische Blattflächenanordnung), die Individuendichte und der Belaubungsgrad (Blattflächenindex LAI) bestimmen zunächst die S t r a h l u n g s v e r t e i l u n g in der Pflanzendecke und den Strahlungsgenuß der Einzelpflanzen. In der Abbildung 9 ist das Angebot an photosynthetisch aktiver Strahlung an heiteren und bedeckten Tagen in der Vaccinienheide und der dichten Loiseleuriaheide dargestellt und mit dem Bestandesaufbau (Phytomasseschichtung) und dem Blattflächenindex in Beziehung gebracht. Für Zwergstrauchbestände ergibt sich ein durchschnittlicher Extinktionskoeffizient von 0,7 – ein Wert, wie er auch in Wäldern gemessen wird. In der Beerenheide wird der weitaus größte Teil der photosynthetisch auswertbaren Strahlung (PhAR) im dichtbelaubten oberenAbschnitt der Sprosse absorbiert. In der schütterbelaubten unteren Zone, die etwa die Hälfte der Bestandeshöhe einnimmt, werden nur noch 3,5 % und durch die Moosschicht 4,7 % der einfallenden PhAR aufgenommen. In der Loiseleuriaheide erfolgt die größte Strahlungsabsorption in der Mitte und im unteren Drittel des Bestandes, wo auch die Biomassendichte am größten ist und der kumulative Blattflächenindex am stärksten zunimmt. Auf die Streuoberfläche gelangen immerhin noch 7,5 % der einfallenden Strahlung. Dies bewirkt bei starker Einstrahlung eine erhebliche Überhitzung niederliegender Loiseleuriapflanzen und der Streuoberfläche (Tab. 9 und Abb. 16). Beide Zwergstrauchbestände reflektieren etwa 6 % der auftreffenden PhAR. In der Vaccinienheide kommen 86,9 % der einfallenden PhAR den photosynthetisch aktiven Teilen (Blätter und grüne Achsen) zugute, in der Loiseleuriaheide wegen des großen Anteils anhaftender toter Blätter hingegen nur 65 %. Weitere Auswertungen im Hinblick auf den Strahlungs- und Wärmehaushalt der Zwergstrauchheide sind in den Arbeiten von CERNUSCA (1976 a, b, c) enthalten.

Tabelle 8: *Verlauf der Lufttemperatur im Jahr 1972 auf dem Patscherkofelgipfel (Wetterstation) und im Alpengarten der Universität am Unterrand des Zwergstrauchgürtels sowie Bestandestemperatur in einer Vaccinienheide und in einer Loiseleuriaheide im Alpengarten.* Werte vom Gipfel nach Aufzeichnungen des Wetterdienstes (Jb. der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik 1972), Meßdaten vom Alpengarten nach CERNUSCA (1976 b).

	Jan.	Feb.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	*Jahr*
Patscherkofel Gipfel (2247 m MH)													
Lufttemperatur 2 m													
absolutes Maximum	1,6	2,2	5,2	7,3	10,3	14,3	20,6	19,4	9,8	10,8	9,3	4,2	20,6° C
Monatsmittel	–6,9	–5,4	–2,9	–3,4	0,6	5,4	6,7	6,6	1,0	0,0	–3,0	–3,5	–0,5° C
absolutes Minimum	–13,6	–11,8	–9,9	–13,7	–8,7	–3,7	–3,1	–3,4	–6,3	–11,1	–16,2	–13,6	–16,2° C
Frosttage (Min. ≤0°)	31	29	31	28	25	2	11	9	19	22	20	31	259 d
Eistage (Max. ≤0°)	29	26	13	0	0	0	1	2	9	6	15	23	145 d
Patscherkofel Alpengarten (1920 m MH)													
Lufttemperatur 2 m													
absolutes Maximum	3,0	4,0	6,6	10,4	12,9	16,4	22,2	23,3	15,4	13,0	11,5	3,3	23,3° C
mittleres Maximum	–2,3	0,9	2,8	2,1	6,3	10,7	12,1	14,1	7,9	6,4	–2,1	–0,8	4,8° C
Monatsmittel	–3,4	–2,2	–0,2	–0,7	3,1	7,1	7,5	9,4	4,8	4,0	0,0	–3,0	2,2° C
mittleres Minimum	–6,0	–3,3	–2,4	–3,3	0,5	4,3	5,8	5,9	2,0	–0,3	–3,0	–4,5	–0,4° C
absolutes Minimum	–11,9	–11,9	–7,3	–10,2	–7,9	–1,4	–1,8	–2,3	–6,6	–8,0	–13,8	–10,6	–13,8° C
Frosttage	31	27	24	28	14	6	2	3	11	14	19	29	208 d
Eistage	23	17	6	5	0	0	0	0	0	2	13	10	76 d
Tage mit Min. <–5°	17	9	6	5	2	0	0	0	1	4	14	14	72 d
Tage mit Mittel >+5°	0	0	0	1	7	24	24	23	11	8	6	0	104 d

Bestandestemperatur Vaccinienheide					
absolutes Maximum	–0,5	0,3	0,9	1,8	16,5
mittleres Maximum	–1,6	0,0	0,4	1,0	4,6
Monatsmittel	–2,0	–0,7	0,0	0,5	1,2
mittleres Minimum	–2,3	–1,3	–0,4	0,0	–0,2
absolutes Minimum	–3,4	–2,8	–0,9	–1,2	–2,1
Frosttage	31	29	27	14	27
Eistage	31	14	12	0	0
Tage mit Min. <–5°	0	0	0	0	0
Tage mit Mittel >+5°	0	0	0	0	4
Bestandestemperatur Loiseleuriaheide					
absolutes Maximum	8,4	4,0	29,7	24,7	34,7
mittleres Maximum	0,5	6,0	14,0	3,3	18,2
Monatsmittel	–3,7	–1,6	1,5	0,1	4,3
mittleres Minimum	–5,9	–4,8	–4,8	–8,8	–1,9
absolutes Minimum	–10,0	–9,3	–9,5	–2,5	–5,2
Frosttage	31	29	31	30	19
Eistage (Max. ≤0°)	15	1	0	18	0
Tage mit Min. <–5°	22	8	13	0	0
Tage mit Mittel >+5°	0	0	2	2	11

25,6	30,3	30,6	22,0	19,5	4,8	0,9	30,6° C
16,1	16,3	19,8	12,8	7,8	1,4	0,1	6,6° C
8,2	7,9	9,8	5,1	3,7	0,5	–0,3	2,7° C
2,9	4,7	4,2	0,5	–1,8	–0,5	–1,0	0,1° C
–2,8	–0,3	–5,4	–6,6	–11,3	–2,8	–2,3	–11,3° C
8	2	4	17	23	20	31	233 d
0	0	0	0	2	2	8	90 d
0	0	1	2	6	0	0	9 d
23	26	28	11	5	0	0	97 d
37,6	37,9	40,0	31,2	25,9	24,1	8,0	40,0° C
26,1	20,4	29,4	19,1	11,4	7,2	0,5	13,0° C
10,3	10,4	11,9	6,6	4,3	1,0	–4,0	3,4° C
2,1	3,3	3,7	0,9	–1,7	–2,0	–6,6	–2,2° C
–5,2	–1,8	–7,6	–8,1	–9,8	–5,2	–12,6	–12,6° C
6	1	5	12	21	27	31	243 d
0	0	0	0	0	8	10	52 d
1	0	1	4	5	3	17	74 d
25	27	29	13	7	0	0	116 d



bedeckt PhAR [ly·min⁻¹] heiter
Vaccinium myrtillus + V. uliginosum
0.0 0.2 0.4 0.6
[cm]
20
15
10
5
0
LAI 4 3 2 1 0
0.2g·dm⁻² Blätter (grün)
Achsen (verholzt)
Achsen (grün)
Totes Pflanzenmaterial
Gräser

Abb. 9: Phytomasseschichtung (links assimilierende Teile, rechts nichtassimilierende und tote Teile), cumulativer Blattflächenindex (LAI) und Abschwächung der photosynthetisch aktiven Strahlung an sonnigen und bedeckten Tagen in der Loiseleuriaheide und in der Vaccinienheide. Zur Umrechnung der PhAR-Werte: 1 ly $.\mathrm{min}^{-1} = 6{,}98 \,.10^2$ W $.\mathrm{m}^{-2}$. Aus: Cernusca (1976 a, b).

Tabelle 9. Zweidimensionale Häufigkeitsverteilung der Stundenmittelwerte, sortiert nach Globalstrahlung (y-Richtung) und Temperatur (x-Richtung) für die Meßperiode 1. 5. bis 31. 10. 1972. Aus CERNUSCA (1976 b).

	Globalstrahlung (cal cm^{-2} min^{-1})	Temperatur (°C)										
		−10 bis −5	−5 bis 0	0 bis +5	+5 bis 10	10 bis 15	15 bis 20	20 bis 25	25 bis 30	30 bis 35	35 bis 40	40 bis 45
Rhododendretum	<0,02	28	237	729	527	202	46	7	2	0	0	0
	0,02−0,1	5	110	219	218	120	35	5	1	0	0	0
	0,1 −0,2	7	33	100	89	74	14	6	1	0	0	0
	0,2 −0,3	0	8	39	72	44	18	4	4	0	0	0
	0,3 −0,4	1	4	30	42	34	17	5	0	0	0	0
	0,4 −0,5	0	7	23	37	24	16	6	4	0	0	0
	0,5 −0,6	0	7	30	39	24	12	2	2	0	0	0
	0,6 −0,7	0	1	14	27	24	15	12	2	0	0	0
	0,7 −0,8	0	5	12	18	21	14	5	3	0	0	0
	0,8 −0,9	0	4	6	14	27	17	10	2	0	0	0
	0,9 −1,0	0	3	6	6	19	9	12	3	0	0	0
	1,0 −1,1	0	1	3	8	30	3	3	0	0	0	0
	1,1 −1,2	0	1	3	2	3	0	0	0	0	0	0
	1,2 −1,3	1	1	1	7	7	1	0	0	0	0	0
	1,3 −1,4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Vaccinienheide	<0,02	30	202	812	564	139	24	1	0	0	0	0
	0,02−0,1	5	96	255	243	91	15	1	0	0	0	0
	0,1 −0,2	10	19	111	90	82	19	1	0	0	0	0
	0,2 −0,3	0	8	38	53	64	31	5	0	0	0	0
	0,3 −0,4	0	4	19	37	51	21	0	1	0	0	0
	0,4 −0,5	0	5	16	24	33	31	11	0	0	0	0
	0,5 −0,6	0	5	16	24	43	21	5	2	0	0	0
	0,6 −0,7	0	1	7	15	25	29	18	0	0	0	0
	0,7 −0,8	0	2	7	6	27	22	13	1	0	0	0
	0,8 −0,9	0	2	3	2	15	29	22	5	0	0	0
	0,9 −1,0	0	0	6	0	10	9	28	4	0	0	0
	1,0 −1,1	0	1	3	0	7	16	17	4	0	0	0
	1,1 −1,2	0	1	2	0	2	4	0	0	0	0	0
	1,2 −1,3	0	1	2	5	7	1	1	1	0	0	0
	1,3 −1,4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Loiseleuriaheide	<0,02	30	177	825	569	150	18	1	0	0	0	0
	0,02−0,1	13	130	229	217	122	22	2	0	0	0	0
	0,1 −0,2	9	14	82	58	112	35	13	1	0	1	0
	0,2 −0,3	0	0	30	19	53	54	24	11	0	0	0
	0,3 −0,4	0	4	9	20	31	42	21	6	1	0	0
	0,4 −0,5	0	1	10	12	23	25	25	21	5	0	0
	0,5 −0,6	0	0	11	10	30	26	22	14	4	1	0
	0,6 −0,7	0	0	8	3	14	21	21	9	18	2	0
	0,7 −0,8	1	0	1	7	11	17	12	13	12	5	0
	0,8 −0,9	0	0	3	0	3	11	21	14	22	6	0
	0,9 −1,0	0	0	5	0	1	3	5	9	23	12	0
	1,0 −1,1	0	0	3	1	0	0	3	16	19	7	0
	1,1 −1,2	0	0	0	1	0	0	3	4	1	0	0
	1,2 −1,3	1	0	1	4	8	0	1	3	1	4	0
	1,3 −1,4	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

W i n d wird in den Beständen stark abgebremst u. zw. in den teppichartig dichten Loiseleurieten stärker als in aufrechten Zwergstrauchbeständen (Beerenheide, Besenheide): Im Durchschnitt erreicht die Windgeschwindigkeit im Loiseleuriabestand nur 15 % der Windgeschwindigkeit in 10 cm Höhe über dem Bestand und nur 5 % der Windgeschwindigkeit in 2 m Höhe; in der Vaccinienheide beträgt sie etwa 1/5 der durchschnittlichen Windgeschwindigkeit in 2 m Höhe über dem Meßplatz. Die Austauschwiderstände für Wasserdampf und Wärmekonvektion sind umso größer, je geschlossener der Bestand ist. Der besonders große Austauschwiderstand der dichten Loiseleuriaspaliere bewirkt eine Überfeuchtung der Luft im Bestandesinneren, die selbst bei hohen Windgeschwindigkeiten (Föhnsturm; Cernusca 1976 c) aufrecht erhalten bleibt und die Besiedlung stark windgefegter Standorte möglich macht.

5. Phänologische Beobachtungen

Durchschnittliche Termine für den Vegetationsablauf und die reproduktiven Vorgänge bei einigen bestandbildenden Zwergstraucharten sind in der Tabelle 10 in Übersicht gebracht. Der Vergleich mit Tabelle 7 läßt Zusammenhänge zwischen den phänologischen Vorgängen und den klimatischen Bedingungen erkennen. Dabei muß allerdings beachtet werden, daß die Angaben in der Tabelle 7 für den Patscherkofelgipfel gelten, die phänologischen Angaben in der Tabelle 10 jedoch mit Ausnahme von *Loiseleuria procumbens* in 2200 m MH für den Unterrand des Zwergstrauchgürtels mit deutlich günstigerem Kleinklima (siehe Tabelle 8). Der Vergleich der phänologischen Termine für *Loiseleuria* an der oberen und an der unteren Grenze des Zwergstrauchgürtels zeigt eine Verschiebung des Wachstumsbeginns und der reproduktiven Vorgänge um etwa eine Dekade, also im Umfang der zeitlichen Verschiebung phänologischer Termine, wie sie zwischen aufeinanderfolgenden Jahren auftritt.

Produktionsökologisch wichtig ist der A s s i m i l a t i o n s z e i t r a u m, der bei den sommergrünen Arten vom Beginn des Austriebs bis zum Beginn der Laubverfärbung gerechnet wird, bei den immergrünen Arten von der Frühjahrsschneeschmelze bis zum Beginn häufiger oder strenger Herbstfröste. Nach allgemeinen Erfahrungen an immergrünen Bäumen und Meßergebnissen an *Loiseleuria procumbens* (Grabherr 1977) bewirken an aufeinanderfolgenden Tagen auftretende Fröste von – 5 bis – 10° C eine weitgehende oder völlige Inaktivierung des Photosynthesevermögens. Der auf diese Weise berechnete Assimilationszeitraum umfaßt bei den sommergrünen Vaccinium-Arten etwa

Tabelle 10: *Phänologische Termine für Zwergsträucher auf dem Patscherkofel.* Nach Beobachtungen von G. GRABHERR, H. HILSCHER, F. HUBER, Ch. KÖRNER, E. MAURER, E. NÖTZEL, L. SCHMIDT und A. TSCHAGER in den Jahren 1970–1975.

Phänophase	*Vaccinium myrtillus*	*Vaccinium uliginosum*	*Calluna vulgaris*	*Loiseleuria procumbens* in 2000 m MH	in 2200 m MH
Austrieb Beginn	3. Dekade Mai*	1. Dekade Juni*	1. Dekade Juni*	1. Dekade Juni***	2. Dekade Juni*
Sproßlängenwachstum Abschluß	1. Dekade Aug.	1. Dekade Aug.	3. Dekade Aug.	1. Dekade Aug.	1. Dekade Aug.
Hauptwachstumsphase (a)	*7 Dekaden*	*7 Dekaden*	*8 Dekaden*	*6 Dekaden*	*5 Dekaden*
Laubverfärbung Beginn	1. Dekade Sept.	2. Dekade Sept.	–	–	–
Laubabwurf Beginn	3. Dekade Sept.	1. Dekade Okt.	–	–	–
Laubabwurf vollständig	3. Dekade Okt.	3. Dekade Okt.	–	–	–
Laubmauser (b)	–	–	–	3. Dekade Juli – 1. Dekade Aug.	3. Dekade Juli – 1. Dekade Aug.
Belaubungszeitraum (c)	*15 Dekaden*	*15 Dekaden*	*ganzjährig*	*ganzjährig*	*ganzjährig*
Assimilationszeitraum (d)	*10 Dekaden*	*10 Dekaden*	*14 Dekaden*	*14 Dekaden*	*kleinräumig unterschiedlich*
Blühbeginn	2. Dekade Juni*	3. Dekade Juni*	1. Dekade Aug.	3. Dekade Mai***	1. Dekade Juni*
Vollblüte	2. Dekade Juli	2. Dekade Juli	1. Dekade Sept.	1. Dekade Juni*	2. Dekade Juni*
Fruchtreife	2. Dekade Aug.	3. Dekade Aug.	3. Dekade Okt.	3. Dekade Aug.	1. Dekade Sept.

a) Von Beginn des Austriebs bis Abschluß des Sproßlängenwachstums.
b) Vergilben und Absterben älterer Blattjahrgänge.
c) Neuaustrieb bis vollständiger Laufabwurf.
d) *Bei sommergrünen Arten:* Austrieb bis Beginn der Laubverfärbung.
Bei immergrünen Arten: Frühjahrsschneeschmelze bis Beginn häufiger strenger Fröste.

Variabilität im Zeitraum 1970–1975: ± 1 Dekade.
Variabilität ± 2 Dekaden.
Extreme Abweichung im Jahr 1971:
Blühbeginn 1. Dekade Mai,
Austrieb 2. Dekade Mai.

10 Dekaden*, bei immergrünen Zwergsträuchern etwa 14 Dekaden; die für die Assimilationstätigkeit günstige Zeitspanne ist also etwas kürzer anzusetzen als der Zeitraum mit Mitteltemperaturen über 5° C, der am Patscherkofelgipfel in den meisten Jahren von Mai bis zum Oktober, ausnahmsweise sogar bis in den November reicht. Die Hauptwachstumsphase vom Beginn des Austriebs bis zum Abschluß des Sproßlängenwachstums dauert im unteren Bereich der Zwergstrauchheide 6 bis 8 Dekaden, an der Obergrenze 5 Dekaden; das Längenwachstum des Neutriebs ist bereits im August abgeschlossen.

Innerhalb der verschiedenen Jahre des Untersuchungszeitraumes kam es zu Verschiebungen von phänologischen Terminen im Ausmaß von maximal 2 bis 3 Dekaden: Im Jahr 1970 war der Austrieb im Zusammenhang mit der späten Schneeschmelze stark verzögert; im Jahr 1971 erfolgten Austrieb und Blüte extrem früh. Der Abschluß des Sproßlängenwachstums war 1972 durch die kühle Witterung im Sommer um 2 Dekaden verzögert, im besonders warmen Sommer 1973 kam das Wachstum um eine Dekade früher zum Abschluß. Der Fruchtbehang bei den Vaccinien und bei Loiseleuria schwankte von Jahr zu Jahr stark, ohne daß eindeutige Zusammenhänge mit dem Witterungsverlauf oder den Vegetationsbedingungen erkennbar sind. Loiseleuria setzte 1970, 1974 und 1975 auffallend viele, 1971 besonders wenig Früchte an, die Vaccinium-Arten haben 1975 auffallend reichlich gefruchtet.

6. Produktionsökologische Untersuchungen

6. 1. Phytomassevorrat, Trockensubstanzproduktion und Zuwachsleistung

Die Phytomassebestimmungen und Produktivitätsmessungen wurden in den Jahren 1970 bis 1972 durchgeführt. Über den Vorrat an oberirdischer und unterirdischer Phytomasse, gesondert nach lebenden Pflanzenteilen (Biomasse) und anhaftenden toten Teilen (Necromasse), den Streuvorrat und das Mengenverhältnis der verschiedenen Anteile zueinander gibt die Tabelle 11 Aufschluß, über die oberirdische Nettoproduktion der verschiedenen Zwergstrauchbestände und über Zuwachsgrößen die Tabelle 12. Die unterirdische Trockensubstanz-

---

Der Belaubungszeitraum (Laubentfaltung bis Laubabwurf) dauert bei beiden Vacciniumarten durchschnittlich 15 Dekaden; *Vaccinium myrtillus* treibt etwa eine Woche früher aus und verliert im Herbst etwa eine Woche früher die Blätter als *Vaccinium uliginosum*. Die Auswirkung des Belaubungszustandes auf den Blattflächenindex der Vaccinienheide ist bei LARCHER et al. (1973 a, Abb. 8) dargestellt.

Tabelle 11: Phytomasse und Streuvorrat der untersuchten Zwergstrauchbestände (g Trockensubstanz pro m²). Nach Bestimmungen von L. SCHMIDT.

	Vaccinienheide			Loiseleuria-heide	Loiseleurio-Cetrarietum
	Jahres-Ø	voll belaubt	entlaubt		
Untersuchungszeitraum	1970–1971			1970–1972	1972**
1 Biomasse oberirdisch	923	983	852	1105	748
Kryptogamen	77	70	95	113	212
Phanerogamen					
assimilierende Teile*)	426	502	361	670	
nichtgrüne Teile	420	411	396	322	
2 Anhaftende tote Teile	246	263	223	123	72
3 **Phytomasse oberirdisch** (1+2)	**1169**	**1246**	**1075**	**1228**	**820**
4 Biomasse unterirdisch	2425	2443	2393	2200	803
5 Tote Teile unterirdisch	1555	1549	1568	608	56
6 **Phytomasse unterirdisch** (4+5)	**3980**	**3992**	**3961**	**2808**	**859**
7 Biomasse gesamt (1+4)	3348	3426	3245	3305	1551
8 **Phytomasse gesamt** (3+6)	**5149**	**5238**	5036	4036	**1679**
9 Streu	854	819	903	1080	931
10 Streu mit oberird. toten Teilen (2+9)	1100	1082	1126	1197	1003
11 **Gesamtvorrat an pflanzlicher Trockensubstanz** (8+9)	6003	**6057**	**5939**	**5116**	**2610**
12 Biomasse oberird. : unterird.	1 2,6	1 : 2,5	1 : 2,8	1 : 2,0	1 1,1
13 Assim. Anteil an oberird. Biomasse der Phanerogamen	50 %	55 %	48 %	68 %	
14 Assim. Anteil an Gesamtbiomasse der Phanerogamen	13 %	15 %	11 %	21 %	
15 Biomasse : Phytomasse (7:8)	1 1,5			1 1,2	1 1,1

*) Blätter und grüne Achsen
**) Nov. 1971 bis Dez. 1972

produktion konnte wegen der methodischen Schwierigkeiten bei der Entnahme aus dem steinigen Boden und der sich daraus ergebenden großen Streuung der Einzelwerte nicht berechnet werden. Die Bestimmungsergebnisse zu den einzelnen Entnahmeterminen sind, aufgeschlüsselt nach den verschiedenen Organen und Altersstufen, bei SCHMIDT (1977) ausgewiesen. Dort sind auch die Zuwachsraten der oberirdischen Pflanzenteile für die verschiedenen Zeitabschnitte der Hauptwachstumsperiode angegeben. Graphische Darstellungen des Trocken-

Tabelle 12: Oberirdische Nettoproduktion und Wachstumsraten der untersuchten Zwergstrauchbestände. Nach L. SCHMIDT.

Probefläche	Vaccinienheide			Loiseleuriaheide				Loiseleurio-Cetrarietum
Untersuchungszeitraum	1970	1971	Mittel	1970	1971	1972	Mittel	1972
Oberirdische Nettoproduktion [g TS · m^{-2} · a^{-1}]	470,3	498,8	484,6	386,7	269,6	294,1	316,8	107,6
Dauer der Produktionsperiode [d]	115	144	130	126	151	145	141	145
Produktionsrate (nur oberirdisch) [g TS · m^{-2} d^{-1}]	*4,1*	*3,5*	*3,8*	*3,1*	*1,8*	*2,0*	*2,3*	*0,8*
Oberirdischer Neutriebzuwachs [g · m^{-2} d^{-1}]								
maximale Rate	13,3	9,7	11,5	5,2	3,8		4,5	
Mittel über die Vegetationsperiode	5,5	4,5	5,0	3,3	1,8		2,6	
Relative oberirdische Zuwachsrate (RGR) [g · g Biomasse · d^{-1}]								
maximal		0,011		0,005	0,004		0,0045	
Mittel		0,005		0,004	0,002		0,003	
Nettoassimilationsrate (NAR) der oberirdischen Sprosse [g · dm^{-2} Blätter · d^{-1}]								
maximal		0,009		0,017	0,011		0,014	
Mittel		0,004		0,011	0,005		0,008	

massenzuwachses beim Neuaustrieb der oberirdischen Teile in der Vaccinienheide und der Loiseleuriaheide sind bei LARCHER et al. (1973 a) und bei SCHMIDT (1977) zu finden.

Der Phytomassevorrat und die oberirdische Trockensubstanzproduktion nehmen mit zunehmender Meereshöhe ab. Den größten Phytomassevorrat und die höchste Produktionsrate besitzt die Vaccinienheide (Phytomasse 5149 g TS . m^{-2} als Durchschnittswert, 5238 g TS . m^{-2} im vollbelaubten Zustand und 5036 g TS m^{-2} im entlaubten Zustand; oberirdische Trockensubstanzproduktion 485 g . m^{-2} pro Jahr). Der Phytomassevorrat der Loiseleuriaheide in 2000 m MH (4036 g TS . m^{-2}) ist um rund ein Fünftel, die oberirdische Trockensubstanzproduktion (316,8 g m^{-2} a^{-1}) um etwa ein Drittel geringer. Das

offene L o i s e l e u r i e t u m am Gipfel besitzt mit 1679 g TS m^{-2} nur noch etwa ein Drittel der Phytomasse des Vergleichsbestandes am Unterrand der Zwergstrauchheide, und auch die oberirdische Trockensubstanzproduktion (107,6 g . m^{-2} . a^{-1}) erreicht nur etwa 34 % der Stoffproduktion der Loiseleuriaheide. Die wesentlich geringere Phytomasse des offenen Loiseleurio-Cetrarietums ist teilweise durch die unvollständige Bodendeckung (77 %), außerdem aber auch durch die geringere Bestandeshöhe bedingt (vgl. Tab. 3). Die oberirdische Produktivität der Zwergstrauchbestände im subalpinen Bereich entspricht der oberirdischen Trockensubstanzproduktion bodendeckender atlantischer Heiden und borealer Zwergstrauchgesellschaften, die Produktivität des Loiseleurio-Cetrarietums ist mit jener offener Zwergstrauchgesellschaften der arktischen Tundra vergleichbar.

In den Beständen im subalpinen Bereich der Zwergstrauchheide befindet sich mehr Biomasse unter der Streuschicht als darüber: In der Vaccinienheide ist die Trockenmasse der u n t e r i r d i s c h e n Sproßabschnitte, der Ausläufer und der Wurzeln 2,5- bis 2,8mal so groß wie die oberirdische Trockenmasse, in der Loiseleuriaheide doppelt so groß. Die verhältnismäßig tiefgründigen Böden nahe der Waldgrenze machen es möglich, daß ein großer Teil des Vegetationskörpers der Zwergsträucher, die ja winterschutzbedürftige Chamaephyten sind, im Boden geborgen bleibt. Im Loiseleurio-Cetrarietum, das flachgründige Rohböden besiedelt, steckt etwa die Hälfte des Sproßsystems im Boden.

Der S t r e u v o r r a t ist ebenso wie die Menge an totem, anhaftendem Pflanzenmaterial auffallend groß: In der Vaccinienheide ist der Streuvorrat etwa gleich groß wie der oberirdische Biomassevorrat im Winter, anhaftende tote Pflanzenteile machen ein Fünftel der oberirdischen Phytomasse aus. Auch in den Loiseleuriabeständen ist der Streuvorrat etwa gleich groß wie der oberirdische Biomassevorrat, die anhaftenden toten Pflanzenteile betragen hingegen nur 10 % der oberirdischen Phytomasse. Der hohe Prozentsatz an Necromasse (besonders in der klimatisch anspruchsvolleren Vaccinienheide) könnte als ein Hinweis auf regelmäßig wiederkehrende Schädigungen der Pflanzendecke durch Wind, Frost, Winterdürre und vielleicht auch mechanische Beschädigungen aufgefaßt werden. In erster Linie ist die Anhäufung von Streu wohl die Folge des im Gebirge langsameren Abbaus organischer Substanz (vgl. Tab. 5: Nettomineralisierungsrate, außerdem Abb. 7).

Im Durchschnitt über die drei Beobachtungsjahre konnte eine wesentliche Zu- oder Abnahme des oberirdischen Biomassevorrates nicht beobachtet werden. Daraus läßt sich schließen, daß die von den oberirdischen Teilen produzierte Trockensubstanz – soweit sie nicht abgefressen wird – im wesentlichen der Streu zufällt. Diese Situation ist

auch den Blockdiagrammen der Abb. 10 zugrundegelegt. Der Biomassezuwachs durch Dickenwachstum der Sprosse dürfte bescheiden sein; an 6 bis 35 Jahre alten unterirdischen Loiseleuriastämmchen hat Ch. KÖRNER Jahrringbreiten von durchschnittlich 0,04 bis 0,07 mm, maximal 0,1 mm Dicke gemessen. Da auch die Streudecke nicht anwächst, muß langfristig der Streuabbau dem Streuzuwachs (und damit der oberirdischen Nettoprimärproduktivität) die Waage halten. Allerdings darf nicht übersehen werden, daß durch Windverfrachtung Necromasse (v. a. während des Herbstlaubfalls in der Vaccinienheide) und Streu (besonders in offenen Loiseleuriabeständen) verlorengehen kann. Zwischen Phytomasse, Streuvorrat und der Menge an organischer Substanz im Boden scheint sich ein ausgewogenes Verhältnis eingestellt zu haben, das für die einzelnen Pflanzenbestände bezeichnend und durch Mikroklima, Bodenfaktoren und die Produktionsrate eingeregelt ist. Die

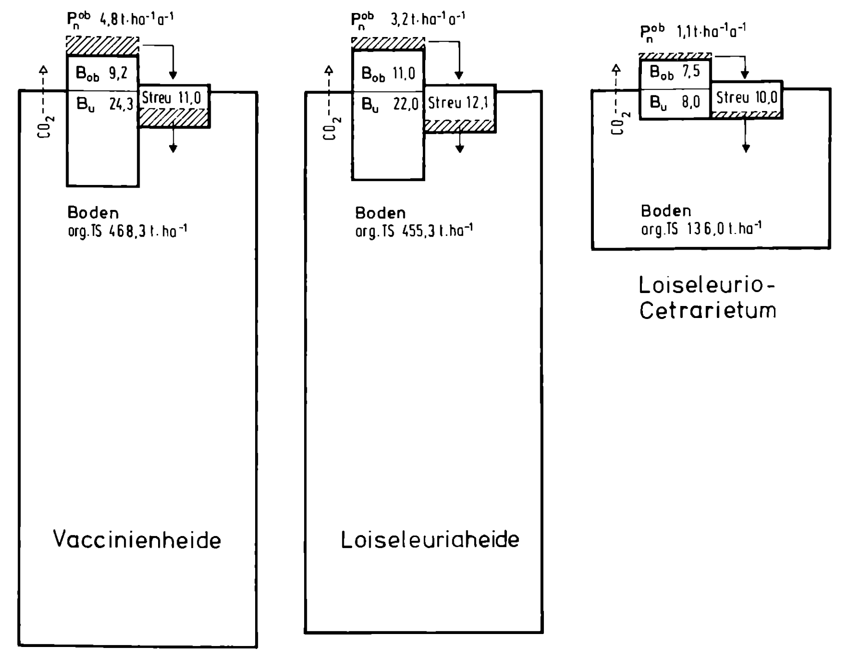


Abb. 10: Bestandesvorrat und Umsatz an organischer Trockensubstanz in den drei Probeflächen der Zwergstrauchheide Patscherkofel. Der Trockensubstanzvorrat der oberirdischen pflanzlichen Biomasse (B_{ob}), der unterirdischen Biomasse (B_u) und in der Nekromasse (Streu samt anhaftende tote Teile) ist in t.ha^{-1} angegeben, die jährliche Nettoprimärproduktion der oberirdischen Teile (P_n^{ob}) ist nicht auf die Vegetationsperiode, sondern auf das ganze Jahr bezogen. Nach Daten von L. SCHMIDT und H. GUGGENBERGER.

Produktionsrate ihrerseits dürfte wieder durch die Freisetzung von Mineralstoffen beim Abbau organischer Substanz aus Streu und Boden gesteuert (vor allem begrenzt) sein. In diesem Sinne sind alle untersuchten Zwergstrauchbestände auf dem Patscherkofel als nicht-expandierende, also stationäre Systeme aufzufassen.

Der Großteil der jährlichen Nettoproduktion wird in der Vaccinienheide in der ersten Hälfte der Vegetationsperiode, in der Loiseleuriaheide im Hochsommer und teilweise noch im Frühherbst gebildet. Produktionsverläufe sind bei SCHMIDT (1977) dargestellt. Die relative Zuwachsrate in der Loiseleuriaheide ist etwa halb so groß wie jene der hauptsächlich sommergrünen Zwergsträucher der Vaccinienheide, die Nettoassimilationsrate verhält sich umgekehrt. Im übrigen ergaben sich große Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit von Loiseleuria in den Jahren 1970 (Frühsommer vegetationsgünstig warm, Hochsommer sehr kühl, Herbst sonnig und warm) und 1971 (Frühsommer sehr kühl, Hochsommer sonnig und warm, Herbst kühl). Die Nettoassimilationsraten entsprechen etwa jenen von Coniferenjungpflanzen.

6. 2. *Charakterisierung des CO_2-Gaswechselverhaltens der Zwergsträucher als Grundlage der Stoffproduktion*

In der Tabelle 13 sind Angaben über die Ergiebigkeit der photosynthetischen CO_2-Aufnahme unter optimalen Bedingungen (Nettophotosynthesevermögen) und die Faktorenabhängigkeit der Nettophotosynthese der bestandbildenden Zwergstraucharten auf Grund von Laboratoriumsmessungen angeführt, in der Tabelle 14 sind Meßdaten zur Charakterisierung des spezifischen Atmungsverhaltens dieser Pflanzen zusammengestellt. Licht- und Temperaturabhängigkeitskurven der Nettophotosynthese von *Loiseleuria procumbens* sind von LARCHER et al. (1975), GRABHERR und CERNUSCA (1977) und GRABHERR (1977) veröffentlicht worden, weitere Kurvendarstellungen der Abhängigkeit der CO_2-Aufnahme von der Beleuchtungsintensität, der Temperatur und dem Wasserzustand sowie Temperaturabhängigkeitskurven und Arrheniusdiagramme des Temperatureinflusses auf die Atmung sind den Dissertationen und Magisterarbeiten von G. GRABHERR, F. HUBER, E. MAURER und A. TSCHAGER zu entnehmen. In diesen Originaltexten sind außerdem Meßergebnisse von weiteren Zwergsträuchern wie *Arctostaphylos uva ursi*, *Empetrum hermaphroditum* und *Vaccinium vitis idaea* enthalten.

Das Photosynthesevermögen der sommergrünen Zwergsträucher ist bei Bezug auf das Trockengewicht der Blätter mit

Tabelle 13: Photosynthesevermögen und Faktorenabhängigkeit der Nettophotosynthese von Zwergsträuchern der alpinen und subalpinen Stufe im Sommer. Nach Messungen von G. GRABHERR und E. MAURER.

Pflanzenart	*Netto-photosynthese-vermögen* (a)	*Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese* (b)			*Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese*			*Einschränkung der CO_2-Aufnahme bei Wassermangel* (d)		
		Kompensation	Halbwert	Sättigung	Kältegrenze	Temperaturoptimum (c)	Hitzegrenze	Beginn	Halbwert	vollständig
Vaccinium myrtillus	15,6 $mg \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$	0,8	4,5	30 klx	−4,5°	(13°)–20°–(27°)	42° C	16–19%	24–29%	38–42% WSD
	6,2 $mg \cdot dm_l^{-2} \cdot h^{-1}$	3,2	18	120 $W \cdot m^{-2}$						
	2,5 $mg \cdot mg^{-1} Chl \cdot h^{-1}$	14	80	530 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$						
Vaccinium uliginosum	16,8 $mg \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$	1,2	7,4	30 klx	−4,5°	(11°)–20°–(30°)	40° C	23–26%	41–42%	54–58% WSD
	9,6 $mg \cdot dm_l^{-2} \cdot h^{-1}$	4,8	30	120 $W \cdot m^{-2}$						
	2,7 $mg \cdot mg^{-1} Chl \cdot h^{-1}$	21	131	530 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$						
Calluna vulgaris	9,3 $mg \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$	0,9	7,8	30 klx	−5,5°	(14°)–22°–(30°)	44° C	16–19%	26–28%	35–36% WSD
	7,5 $mg \cdot dm_l^{-2} \cdot h^{-1}$	3,6	32	120 $W \cdot m^{-2}$						
	2,1 $mg \cdot mg^{-1} Chl \cdot h^{-1}$	16	138	530 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$						
Loiseleuria procumbens (2000 m MH)	3,9 $mg \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$	0,9	8	30 klx	−6°	(14°)–21°–(29°)	43° C	8–14%	18%	22–34% WSD
	9,5 $mg \cdot dm_l^{-2} \cdot h^{-1}$	3,6	32	120 $W \cdot m^{-2}$						
	3,6 $mg \cdot mg^{-1} Chl \cdot h^{-1}$	16	142	530 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$						
Loiseleuria procumbens (2200 m MH)	2,5 $mg \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$	1,2	7	>50 klx		(11°)–19°–(28°)	42° C			
	5,3 $mg \cdot dm_l^{-2} \cdot h^{-1}$	4,8	28	>200 $W \cdot m^{-2}$						
	3,8 $mg \cdot mg^{-1} Chl \cdot h^{-1}$	21	124	>885 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$						

(a) Durchschnittliche Höchstwerte der CO_2-Aufnahme bei Lichtsättigung, optimaler Temperatur und guter Wasserversorgung, bezogen auf das Trockengewicht, die einfache Blattfläche und den Chlorophyllgehalt (a+b).

(b) Messungen bei 15°−17° C. *Halbwert:* Beleuchtungsstärke bei 50 % der maximalen Nettophotosyntheserate; *Sättigung:* ⩾ 90 % der maximalen Leistung. Die Meßwerte sind jeweils in klx, $W \cdot m^{-1}$ und µEinstein $m^{-2} \cdot s^{-1}$ angegeben.

(c) Messungen bei 20−30 klx. In Klammern: Grenzwerte für 90 % der maximalen Leistung.

(d) Austrocknungsversuche an abgeschnittenen Zweigen. Wassersättigungsdefizit (WSD) in % des Sättigungswassergehaltes. *Halbwert:* WSD bei Reduktion der CO_2-Aufnahme auf die Hälfte des Ausgangswertes bei optimaler Wasserversorgung.

Tabelle 14: Atmungsverhalten (Dunkelatmung) bestandbildender Pflanzen der Zwergstraüchheide Patscherkofel. Nach Messungen von G. GRABHERR, F. HUBER und A. TSCHAGER.

Pflanzenmaterial	*Atmungsaktivität bei 20° C*						*Temperaturkoeffizient* Q_{10} (10°/20° C)			*Respiratorischer Quotient* (CO_2/O_2)		
	Hauptwachstumsphase		Hochsommer		Winter		Hauptwachstumsphase	Hochsommer	Winter	Hauptwachstumsphase	Hochsommer	Winter
	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)						
Vaccinium myrtillus												
Blätter	7,06		2,34		–		2,2	2,8	–			
Achsen oberirdisch	1,32		1,16		1,55		2,3	2,5	2,3			
Achsen unterirdisch	0,24		0,20		0,35		2,3	2,2	1,9			
Vaccinium uliginosum												
Blätter	16,55		2,87		–		2,2	2,1	–			
Achsen oberirdisch	0,76		0,73		0,78		1,8	2,4	2,2			
Achsen unterirdisch	0,23		0,26		0,52		2,1	2,0	2,2			
Calluna vulgaris												
Assimilationssprosse	1,78		1,40		0,85		2,4	1,9	2,4			
blattlose oberird. Achsen	0,72		0,65		0,30		2,2	2,3	2,2			
Achsen unterirdisch	0,25		0,24		0,16		2,2	2,1	1,9			
Loiseleuria procumbens (c)												
Neuzuwachs	2,73	*27,6*	1,42	*20,0*	–	–	2,3	2,5	–	1,02	1,01	–
Blätter älter	0,47	*13,1*	0,46	*10,7*	0,42	*7,9*	2,8	2,9	2,5	0,93	0,87	0,95
Achsen oberirdisch	0,31	*11,5*	0,35	*11,6*	0,32	*9,1*	2,1	2,3	2,1	0,80	0,90	0,96
Achsen unterirdisch	0,23	*7,7*	0,22	*9,6*	0,24	*8,0*	2,0	1,9	1,8	0,82	0,82	0,87
Blüten	2,95	*30,7*	–	–	–		2,4	–	–	1,03	–	–
Früchte	–		0,67	*8,6*	–		–	2,6	–	–	0,82	–
Pleurozium schreberi	1,97		0,82		1,24		2,1	2,2	2,1			
Flechten	0,69		0,52		0,58		1,9	2,1	2,2			

(a) mg $CO_2 \cdot g^{-1}$ Trockengewicht $\cdot h^{-1}$
(b) mg $CO_2 \cdot g^{-1}$ Rohprotein $\cdot h^{-1}$; Bestimmung des Proteingehalts: E. NÖTZEL, A. TSCHAGER
(c) Alle Angaben gelten für Pflanzen aus der Loiseleuriaheide (2000 m MH); Loiseleuria aus 2200 m MH atmet etwa 1,2mal so stark

jenem mäßig leistungsfähiger weichlaubiger Bäume und Sträucher, das der immergrünen Zwergsträucher mit jenem von Nadelbäumen vergleichbar. Bei Bezug auf die Blattfläche (als Strahlungsempfänger) schwindet der Unterschied zwischen sommergrünen und immergrünen Arten, desgleichen bei Bezug auf den Chlorophyllgehalt. Bemerkenswert ist die erheblich bessere photosynthetische Leistungsfähigkeit der Blätter von Loiseleuriapflanzen vom Unterrand des Zwergstrauchgürtels im Vergleich mit Pflanzen von der Obergrenze. Durch den verhältnismäßig hohen Lichtkompensationspunkt und die gute Ausnützung stärkerer Einstrahlungsintensitäten sind alle Zwergstraucharten an das strahlungsintensive Gebirgsklima angepaßt. Besonders kommt dies im Vergleich der beiden Loiseleuriaherkünfte zum Ausdruck: Die Gipfelform ist deutlich auf höheren Strahlungsgenuß eingestellt.

Loiseleuriapflanzen im Bestand vermögen nur halb so viel CO_2 zu binden wie Einzelpflanzen im Versuch. Eine Analyse des Bestandeseffektes (GRABHERR und CERNUSCA 1977) hat ergeben, daß etwa zwei Drittel der Leistungsminderung durch die gegenseitige Beschattung der Blätter hervorgerufen werden. Ein Drittel der Einbuße geht auf zusätzliche, durch die Bestandbildung sich ergebende Austauschwiderstände zurück, durch die die CO_2-Versorgung der einzelnen Pflanzen verschlechtert wird. Andererseits wird durch den dichten Zusammenschluß der Loiseleuriapflanzen das Strahlungsangebot pro Grundflächeneinheit vom Bestand besser ausgenützt als von Einzelpflanzen; so nimmt ein Loiseleuriabestand von 1 dm^2 Bodendeckung bei 80 W . m^{-2} (etwa 20 klx) und optimaler Temperatur ca. 7 mg CO_2 h^{-1} auf, eine freiwachsende Loiseleuriapflanze mit 1 dm^2 Blattfläche unter den gleichen Bedingungen jedoch nur etwa 4 mg CO_2 h^{-1}. Bezeichnend für die Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese der Ericaceenzwergsträucher ist ein sehr breites und flaches Temperaturoptimum zwischen etwa 10° C und 30° C. Ökologisch bringt die geringe Veränderlichkeit der Photosyntheseleistung über einen breiten Temperaturbereich bei Gebirgspflanzen, die raschen und stark ausladenden Temperaturschwankungen an Strahlungstagen ausgesetzt sind, großen Vorteil; durch diese Reaktionsnorm ist ein ausgeglichener und ausgiebiger Kohlenstofferwerb während des Großteils der hellen Tagesstunden in der Vegetationsperiode gesichert. Die Kältegrenze der CO_2-Aufnahme liegt bei den immergrünen Arten bei –5° bis –6° C, also ausreichend tief, wodurch schon im Frühjahr und auch noch im Herbst eine CO_2-Aufnahme nach milden Nachtfrösten möglich ist. Im Sommer setzt bei *Loiseleuria* der Gaswechsel am Morgen nach Frost um einige Stunden verzögert ein (KÖRNER 1977). Die Hitzegrenze der Nettophotosynthese fällt in den Bereich zwischen 40° C bis 44° C und wird selbst an sonnigen, windstillen Hochsommertagen und

auf Überhitzungsstandorten nur selten und kurzfristig überschritten (LARCHER und WAGNER 1976, vgl. auch Tab. 9). Auch gegen Wassermangel ist die CO_2-Aufnahmefähigkeit der Zwergsträucher auffallend wenig empfindlich, jedenfalls sehr viel unempfindlicher als jene der Bäume und der meisten weichlaubigen Sträucher. Unter den Feuchtigkeitsbedingungen des Bergsommers ist nur ausnahmsweise mit einer erheblichen, kaum jedoch mit einer länger andauernden Einschränkung der CO_2-Aufnahme durch Wassermangel zu rechnen.

Die Angaben in der Tabelle 13 gelten für die assimilationsgünstige Zeit im Frühjahr und Sommer. Im Winter ist nach Messungen von G. GRABHERR die CO_2-Aufnahme bei *Loiseleuria procumbens* sistiert, sie erholt sich nach Wärmebehandlung im Laboratorium nur langsam und unvollständig; je nach Tiefe der Winterruhe und je nach Witterung sind 1 bis 4 Tage notwendig, um positive Nettophotosynthese zu erzielen. Ähnliches gilt für die übrigen immergrünen Zwergsträucher nach Messungen von E. MAURER: Zwergsträucher ohne Schneeschutz zeigen erst nach 4 bis 5 Tagen Aufenthalt bei Temperaturen über +15° C eine meßbare CO_2-Aufnahme und auch nach längerer Wärmebehandlung erreicht die Nettophotosynthese nur etwa ein Drittel des Sommerwerts.

Die Dunkelatmung folgt den allgemeinen Gesetzmäßigkeiten: Zur Zeit des Austriebes und der Hauptwachstumsphase ist die Atmungsaktivität stark überhöht, im Hochsommer sinkt sie wieder auf das Niveau der normalen Betriebsatmung. Im Winter ist die Atmungsaktivität (Messung bei 20° C) bei den immergrünen Arten etwas niedriger, bei den sommergrünen Arten, den Moosen und Flechten etwas höher als im Hochsommer.

Während der Hauptwachstumsphase fällt bei *Loiseleuria*, die in allen Teilen reichlich Fett speichert, der respiratorische Quotient auf Werte um 0,8 bis 0,9, wodurch sich die Verwertung von Speicherfetten bemerkbar macht. Nach Abschluß des intensiven Wachstums pendelt sich der RQ wieder auf Werte nahe 1 ein. Offensichtlich wird bei *Loiseleuria* nur dann Fett abgebaut, wenn der Kohlenhydratvorrat für die Aufrechterhaltung der Energiebelieferung und für Biosynthesen nicht mehr ausreicht. Während der Winterruhe ist der RQ hoch, es wird also nur wenig Fett veratmet.

Die verschiedenen Pflanzenteile zeigen unterschiedliches Atmungsverhalten. Am größten ist die respiratorische CO_2-Abgabe stets in Blüten und jungen Blättern, deutlich niedriger in den älteren Blättern und viel niedriger in den Achsen, vor allem in den unterirdischen Achsen. Diese Reihenfolge bleibt auch erhalten, wenn die Atmungsintensität nicht auf das Trockengewicht der untersuchten Organe, sondern auf den Rohproteingehalt bezogen ist.

Höhenlagenabhängige Unterschiede in der Atmungsaktivität waren bei *Loiseleuria* nachweisbar: Pflanzen vom Gipfel atmen bei 20° C lebhafter als Pflanzen aus 2000 m MH. Gesteigerte Atmungsaktivität wird häufig als Anpassung an kühlere Standorte beobachtet. Außerdem war aufgefallen, daß verschiedene Zwergsträucher ihre Atmungsaktivität um 20 bis 30 % einschränkten, wenn sie vom Berg ins Tal (Laboratorium) gebracht wurden. Die Reaktion trat in der Regel schon innerhalb Tagesfrist auf und erschwerte beträchtlich die Atmungsbestimmung im Laboratorium. Trotz mehrfacher Versuche konnte nicht aufgeklärt werden, ob diese Erscheinung, die an Proben von *Bäumen* der Waldgrenze nicht auftritt, die Folge des Temperaturwechsels oder anderer mit dem Eingriff und dem Transport verbundener Veränderungen ist.

6. 3. *Energiegehalt von Pflanzen der Zwergstrauchheide und Energiebindung durch die Zwergstrauchbestände*

Von den Pflanzen der Zwergstrauchheide besitzen die Flechten den niedrigsten, die Zwergsträucher und unter diesen *Loiseleuria procumbens* den höchsten Energiegehalt (Tabelle 15). Oberirdische verkorkte Achsen von *Loiseleuria* erreichen im Mai und April 24,5–25,2 $kJ . g^{-1}$ (5,8–6,0 $kcal . g^{-1}$), es sind dies die höchsten bisher bekannten Kalorienwerte für vegetative Pflanzenteile. Bei allen Zwergsträuchern sind die unterirdischen Pflanzenteile kalorienärmer als die oberirdischen. Der Energiegehalt der Zwergsträucher ist im Frühjahr vor dem Austrieb am höchsten, während der Hauptwachstumsperiode sinkt er deutlich ab, im Spätsommer und Herbst steigt er wieder an. Die Flechten und Moose zeigen keine nennenswerte jahreszeitliche Veränderlichkeit des Energiegehalts.

Aus dem Phytomassevorrat und dem spezifischen Energiegehalt der Phytomasse können der Energievorrat in der Pflanzendecke und die jährliche Bindung chemischer Energie berechnet werden (SCHMIDT 1974). In der gesamten Phytomasse der Vaccinienheide sind rund 126,5 $MJ\ m^{-2}$ (30.200 $kcal . m^{-2}$) festgelegt, in der Loiseleuriaheide 2000 m MH rund 116 $MJ\ m^{-2}$ (27.700 $kcal\ m^{-2}$) und im Loiseleurio-Cetrarietum rund 59 $MJ\ m^{-2}$ (14.100 $kcal . m^{-2}$). Etwa 40 % des gesamten Energievorrats entfallen auf tote Pflanzensubstanz (anhaftende tote Teile und Streu). Während der Produktionszeit werden in der Vaccinienheide rund 9,8 $MJ . m^{-2}$, in der Loiseleuriaheide rund 7,2 $MJ\ m^{-1}$ und im Loiseleurio-Cetrarietum rund 2,5 $MJ\ m^{-2}$ festgelegt. Bei Bezug auf die während der Dauer der Vegetationsperiode angebotene Menge an photo-

Tabelle 15: Energiegehalt von Pflanzenmaterial aus der Zwergstrauchheide Patscherkofel. Jahresmittelwerte in kJ g^{-1} TS nach Messungen von L. SCHMIDT.

Kryptogamen	
Cladonia-Arten	17,91
Cetraria-Arten	17,98
Alectoria ochroleuca	18,56
Thamnolia vermicularis	19,12
Pleurozium schreberi	18,68
Phanerogamen	
Kräuter	
Melampyrum silvaticum	19,05
Deschampsia flexuosa	19,54
Antennaria dioica	19,58
Primula minima	20,41
Zwergsträucher	
Loiseleuria procumbens	
Neuzuwachs	23,23
mehrjährige Blätter und grüne Achsen	23,69
oberirdische verkorkte Achsen	24,64
Blüten	21,29
Früchte	22,93
Loiseleuriaheide: Unterirdische Pflanzenteile	22,43
Loiseleuriaheide: Streu	23,31
Vaccinium myrtillus	
Blätter und grüne Achsen	21,22
oberirdische verkorkte Achsen	21,07
Vaccinium uliginosum	
Blätter und grüne Achsen	21,86
oberirdische verkorkte Achsen	21,76
Calluna vulgaris	
grüne Sproßabschnitte	22,32
oberirdische verkorkte Achsen	22,16
Vaccinienheide: Unterirdische Pflanzenteile	21,13
Vaccinienheide: Streu	21,54

synthetisch ausnützbarer Strahlung ergibt sich ein Wirkungsgrad der Nettoprimärproduktivität von durchschnittlich 0,9 % für die Vaccinienheide, 0,7 % für die Loiseleuriaheide und rund 0,3 % für das Loiseleuria-Cetrarietum. Bei Bezug der Energiefestlegung auf das Strahlungsangebot des ganzen Jahres (also auch während des produktionslosen Winterzeitraums) verringert sich die Effizienz der Nettoprimärproduktivität auf rund 0,4 % (Vaccinienheide), rund 0,3 % (Loiseleuriaheide) und 0,1 % (Loiseleurio-Cetrarietum).

6. 4. *Chemische Zusammensetzung der organischen Substanz und Speicherungsverhalten*

Ergebnisse der quantitativen Analyse der stofflichen Zusammensetzung der Trockensubstanz von *Loiseleuria procumbens* aus 2000 m MH, die zu allen phänologisch bezeichnenden Terminen von E. NÖTZEL, N. SMEETS und A. TSCHAGER ausgeführt wurde, sind in der Tab. 16 zusammengefaßt. Die Konstituentenanalyse an *Loiseleuria* (als repräsentativer Zwergstrauchtypus der alpinen Stufe) sollte Unterlagen für die Charakterisierung des Assimilathaushalts bereitstellen und über

Tabelle 16: Stoffliche Zusammensetzung von *Loiseleuria procumbens* im Jahresdurchschnitt. Nach Analysen von E. NÖTZEL (a), N. SMEETS (b), A. TSCHAGER (c) und Landwirtschaftlich-chemische Bundesversuchsanstalt Wien (d). Alle Angaben in $mg \cdot g^{-1}$ TS.

	Neuzuwachs	mehrjährige Blätter und grüne Achsen	oberirdische verkorkte Sproßachsen	unterirdische Sprosse und Wurzeln	Blüten	Früchte	Streu	Autor
Zellwandsubstanzen	179,7	189,3	324,7	268,7	145	205	241	(a)
Stärke	9	*Veg.-Periode:* 23 *Winter:* 0	*Veg.-Periode:* 2 *Winter:* 1	*Veg.-Periode:* 3 *Winter:* 1	0	0	0	(a)
Zucker	49	*Veg.-Periode:* 64 *Winter:* 106	*Veg.-Periode:* 36 *Winter:* 47	*Veg.-Periode:* 29 *Winter:* 50	173	70	8	(a)
Rohprotein	75,7	45,5	32,7	28,2	96	78	46	(a) (c)
Rohfett	68,1	111,1	105,9	60,5	49,1	126,3	123,6	(c)
Chlorophyll (a+b)*	Blätter im Sommer: 1,2							
Carotinoide	Blätter im Sommer: 0,21							
C	546	548	564	522			543	(d)
N	11,4	7,3	5,3	4,7	15,4	12,5	7,5	(a) (c)
P	1,5	0,7	0,5	0,5			0,5	(b)
K	6,6**	4,2***	1,4	1,3			1,0	(b)
Ca	2,8**	4,5***	2,2	2,6			4,1	(b)
Mg	0,8	0,7	0,4	0,7			0,7	(b)
Fe	0,11	0,11	0,22	0,25			0,6	(b)
Rohasche	22	23	16	14			33	(b)

Chlorophyll a : b = 3,8 : 1
Verhältnis K/Ca im Frühjahr 3,8 1, im Herbst 1,4 1
Verhältnis K/Ca im Frühjahr 0,8 1, im Herbst 1,2 1

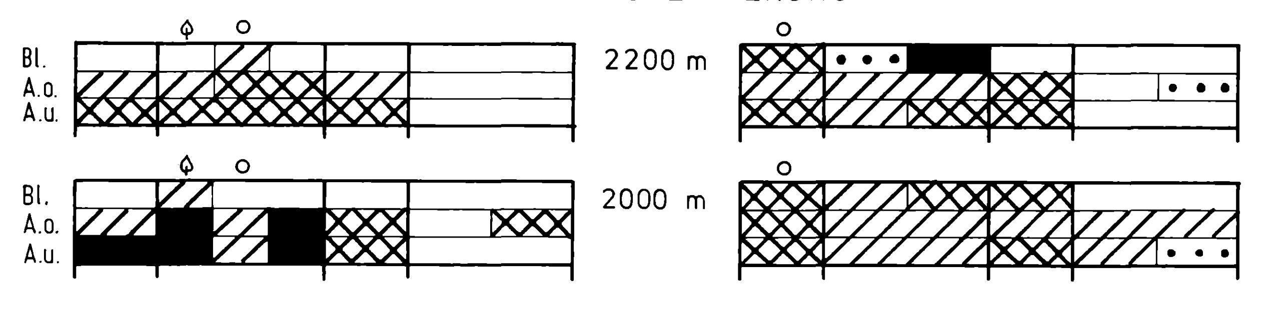
den Nahrungswert dieser bestandbildenden Ericacee für Konsumenten und Destruenten im alpinen Zwergstrauchheiden-Ökosystem Auskunft geben. Zusätzlich wurde von H. HILSCHER histochemisch das Ausmaß der Stärke- und Fettspeicherung in den verschiedenen Teilen der sommergrünen und immergrünen Zwergstraucharten an Pflanzen vom Patscherkofelgipfel, von der Waldgrenze und aus tieferen Lagen fortlaufend ermittelt, um Einblick in die zeitliche Abfolge von Ansammlung und Mobilisierung der Reservestoffe und die Abhängigkeit der Speicherung von der Vegetationsaktivität und den Umweltbedingungen zu bekommen; eine Auswahl der Ergebnisse ist in der Abb. 11 enthalten.

Loiseleuria procumbens und ebenso die anderen Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide speichern in allen Organen reichlich Fett. Der auffallend hohe Energiegehalt der Ericaceenzwergsträucher ist in erster Linie durch den Fettreichtum bedingt (außerdem noch durch den starken Verholzungsgrad; vgl. auch LARCHER et al., 1973 b). Die höchsten Rohfettgehalte findet man in den Früchten, viel Fett wird außerdem in den mehrjährigen Blättern und in den oberirdischen Achsen abgelagert, am fettärmsten sind die unterirdischen Achsen und die Blüten. Nach der in den oberirdischen Teilen gespeicherten Fettmenge sind die untersuchten Zwergsträucher in folgender Reihe zu ordnen: *Loiseleuria procumbens* mit einem Rohfettgehalt von rund 11 % der Trockensubstanz steht an der Spitze, es folgen *Arctostaphylos uva ursi, Empetrum hermaphroditum, Vaccinium vitis idaea, Vaccinium uliginosum, Vaccinium myrtillus* und *Calluna vulgaris* (*Calluna:* Rohfettgehalt etwa 3 % der Trockensubstanz).

Loiseleuria procumbens und *Vaccinium uliginosum* speichern am Oberrand des Zwergstrauchgürtels etwas mehr Fett als im klimatisch günstigeren subalpinen Bereich. Offenbar begünstigt das kühle Gebirgsklima die Anreicherung von Depotfett. Niedrige Temperaturen bewirken bei verschiedenen Pflanzen eine Verschiebung im Intermediärstoffwechsel, durch die der Fettaufbau gefördert wird.

Bei *Loiseleuria* und *Vaccinium myrtillus* sind die Fettreserven im Sommer und Herbst am größten, bei *Vaccinium uliginosum* im Herbst und Winter. Nach dem Ausapern und besonders während der Wachstums- und Blühphase werden die Depots teilweise abgebaut. Die von den Ericaceen der Zwergstrauchheide gespeicherten Fette werden nur in geringem Maße wieder mobilisiert. Der größte Teil bleibt in den Geweben liegen und wird mit den abgestorbenen Teilen abgeworfen und der Zersetzernahrungskette zugeführt. Auch für Rehe, Hasen, Schneehühner und andere Pflanzenfresser, die im Winter die Zwergstrauchheide aufsuchen und durch den hohen Gerbstoffgehalt der Ericaceen-

Vaccinium uliginosum — Loiseleuria procumbens



sprosse nicht abgeschreckt werden, könnten die Zwergsträucher eine energiereiche Nahrungsquelle darstellen.

Alle Ericaceenzwergsträucher speichern auch noch Stärke, am meisten die laubabwerfenden Arten, weniger die immergrünen Arten (am wenigsten *Calluna*). In der Stärkespeicherung übertreffen die Pflanzen vom unteren Bereich der Zwergstrauchheide jene vom Patscherkofelgipfel. Dieser Trend gibt ebenso wie die Stärkespeicherrhythmik (Maximum im Frühjahr und Sommer, Minimum im Winter) die Empfindlichkeit der Stärkedepots gegen niedrige Temperaturen und wechselhafte Witterung zu erkennen. Zugleich mit dem Stärkeschwund steigt der Zuckerspiegel beträchtlich an (Kurvendarstellungen des Jahresgangs des Zuckerspiegels in Zwergsträuchern vom Patscherkofel bei ULMER, 1937). Die Stärkeumwandlung in Zucker schreitet im Herbst von oben nach unten fort, in den unterirdischen Organen bleiben die Stärkedepots länger erhalten. Ein Stärkeminimum tritt außerdem zur Blütezeit auf. Bei *Loiseleuria* wird dann das Maximum an reduzierenden Zuckern in den Blüten gefunden. Im Sommer und Herbst werden, ähnlich wie bei den Bäumen der gemäßigten Zone, die oberirdischen Pflanzenteile mit Stärke aufgefüllt. Auf die ersten Frostwechseltage reagieren die Zwergsträucher aber sofort mit einer Umwandlung eines großen Teiles der Stärkevorräte in Zucker. Zugleich mit dem frostbedingten Anstieg des Zuckerspiegels kommt es in den Blättern von *Loiseleuria* zu einer Anreicherung von Anthocyan.

Die löslichen Kohlenhydrate sind bei *Loiseleuria* nach Messungen von E. NÖTZEL zu 35–45 % in den Blättern gespeichert, zu 7–10 % in den verholzten oberirdischen Achsen und zu 44–57 % in den unterirdischen Pflanzenteilen. Vom Spätwinter bis zum Ausapern nehmen die Kohlenhydrate allmählich ab, was wohl durch den fortschreitenden Verbrauch als Atmungssubstrat erklärlich ist. Nach Berechnungen von F. HUBER entfällt nahezu die Hälfte der Jahressumme des Atmungsverlustes auf den winterlichen Zeitraum.

Der Proteinvorrat (Rohprotein, d. i. Eiweiß + lösliche Stickstoffverbindungen) der Zwergstrauchheide ist nach Analysenergeb-

---

Abb. 11: Stark vereinfachte Darstellung des Jahresverlaufs der Stärke- und Fettspeicherung in Pflanzen von *Vaccinium uliginosum* (links) und *Loiseleuria procumbens* (rechts) vom Unterrand und Oberrand der Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel. Bl = Blätter, A.o. = oberirdische Sproßachsen, A.u. = unterirdische Achsen, Blattsymbol = Neubelaubung, Kreissymbol = Vollblüte. Als Frühjahr ist der Zeitraum vom Knospenbrechen bis zum beginnenden Laubaustrieb erfaßt, als Sommer die Hauptwachstums- und Hauptassimilationsphase, als Herbst die Phase der Laubverfärbung, des Laubabwurfs bis zum Beginn regelmäßiger Fröste, der Winter ist manchmal in eine Phase der Winterruhe und in eine spätwinterliche Reaktivierungsphase geteilt. Nach histochemischen Befunden von H. HILSCHER.

nissen von E. NÖTZEL und A. TSCHAGER wegen des großen Anteils verholzter Strukturen und immergrüner Blätter mit hohem Rohfasergehalt niedrig. Auch innerhalb der Einzelpflanze sinkt der Proteingehalt pro Trockengewichtseinheit mit Zunahme der Zellwandsubstanzen: Das Verhältnis zwischen Proteingehalt und Gerüstsubstanzen ist am günstigsten in den Blüten (0,66) und im noch weichen, unvollständig ausdifferenzierten Neuzuwachs (0,42), am ungünstigsten in den verholzten oberirdischen und unterirdischen Sprossen (0,1). Der Proteingehalt mehrjähriger Blätter und grüner Achsen von *Loiseleuria* liegt dazwischen (Verhältnis Protein zu Zellwandsubstanzen etwa 0,2). Der Proteingehalt der Streu ist mit jenem der mehrjährigen Blätter vergleichbar. Dies mag ein Hinweis darauf sein, daß vor dem Abwurf älterer, absterbender Blätter nicht allzuviel Stickstoffverbindungen in die Pflanze zurückgeführt werden. In der Streu ist der Gehalt an Rohprotein im Winter größer als im Sommer, das Maximum fällt in die Zeit nach dem Abwurf der Blüten.

6. 5. *Mineralstoffgehalt der Zwergsträucher und Mineralstoffbilanz von Zwergstrauchbeständen*

Aschengehalte und Aschenzusammensetzung der wichtigsten bestandbildenden Zwergsträucher und von Kryptogamen wurden von N. SMEETS an Material, das für die produktionsökologischen Untersuchungen gesammelt worden war, bestimmt. Eine Auswahl der Ergebnisse ist in den Tabellen 16 und 17 zusammengefaßt.

Der durchschnittliche A s c h e n g e h a l t der Pflanzendecke in der Zwergstrauchheide beträgt 1,5 bis 3,5 % der Trockensubstanz. Damit ist die Zwergstrauchheide Patscherkofel als ausgesprochen aschenarme Pflanzengesellschaft einzustufen. Der Kaliumgehalt des Pflanzenmaterials ist relativ hoch, desgleichen der Stickstoffgehalt; nach Analysen von A. TSCHAGER enthalten die Vaccinien in ihren verholzten Teilen etwa gleich viel Stickstoff wie Loiseleuriasprosse, in den diesjährigen belaubten Trieben um etwa 10 % mehr (bezogen auf die Trockengewichtseinheit). Kalzium ist hingegen in geringer Menge in der Rohasche vorhanden, so daß auch im Herbst das K/Ca-Verhältnis meist zugunsten des Kalium liegt. Die Kalziumarmut der Pflanzendecke ist auf den sauren Silikatstandort zurückzuführen. In der Streu sind vor allem Ca und Fe stark angereichert, auch N ist reichlich vorhanden, P und besonders K sind stark vermindert (ausgelaugt). Nach der Aschenzusammensetzung sind die Zwergstrauchbestände auf dem Patscherkofel jenem N > Ca/K-Mineralstofftypus nach BAZILEVITCH et al. (1971) zuzuordnen, der für subarktische und arktische Tundren bezeichnend ist.

Tabelle 17: *Mineralstoffgehalt von Pflanzen und Streu der Vaccinienheide im Jahresdurchschnitt.* Nach Analysen von N. Smeets. Rohasche in % der Trockensubstanz, alle übrigen Angaben in $mg \cdot g^{-1}$ TS.

Pflanzenmaterial	Roh-asche	P	K	Ca	Mg	Fe	Verhältnis K/Ca Frühjahr	Herbst
Flechten	2,4 %	0,7	3,4	3,3	0,8	0,4		
Pleurozium schreberi	5,4 %	1,7	6,8	4,2	2,0	0,9		
Vaccinium myrtillus								
Blätter u. Neuzuwachs	3,9 %	1,6	8,9	6,1	1,5	0,09	1,9 1	0,9 1
mehrjähr. grüne Achsen	2,5 %	0,8	4,6	4,0	0,8	0,07	1,4 1	1,1 1
oberirdische verkorkte Achsen	1,4 %	0,6	2,7	1,7	0,4	0,09	1,6 1	1,6 1
Vaccinium uliginosum								
Blätter u. Neuzuwachs	3,4 %	1,8	6,8	5,1	2,1	0,07	4,6 1	0,7 1
oberirdische verkorkte Achsen	1,3 %	0,8	2,5	1,9	0,7	0,11	1,5 1	1,4 1
Calluna vulgaris								
grüne Sproßabschnitte	3,3 %	1,0	6,7	3,5	1,6	0,18	1,6 1	1,9 1
oberirdische verkorkte Achsen	1,5 %	0,5	2,6	1,7	0,6	0,16	1,2 1	1,4 1
Unterird. Pflanzenteile	1,6 %	0,5	1,8	3,2	0,6	0,3		
Anhaftende tote Pflanzenteile	2,0 %	0,5	1,2	3,6	0,9	0,26		
Streu	5,4 %	0,8	1,2	6,6	1,2	1,1		

Auch in der Mineralstoffaufnahmecharakteristik (Abb. 12) entspricht die Zwergstrauchheide Patscherkofel weitgehend der subarktischen Zwergstrauchtundra (vgl. Übersicht bei Duvigneaud 1974).

Aus den Ergebnissen der Aschenanalysen und den Phytomassebestimmungen sowie ergänzenden Untersuchungen über Mineralstoffimport und Mineralstoffauswaschung durch Niederschlag hat N. Smeets Mineralstoffbilanzen für die bodendeckenden Zwergstrauchbestände Vaccinienheide und Loiseleuriaheide berechnet (Tab. 18, Abb. 13 und 14). Ausgehend von der stationären Produktionssituation der Zwergstrauchbestände auf dem Patscherkofel ist zu erwarten, daß langfristig auch der Mineralstoffvorrat im System Pflanzendecke–Streu–Boden keinen großen Veränderungen unterworfen sein dürfte. Nahezu die gesamte inkorporierte Mineralstoffmenge wird durch den jährlichen Abfall über die Streumineralisation wieder dem Boden zugeführt. Die Auswaschung von Mineralstoffen aus den oberirdischen Pflanzenteilen (Rekretion) entspricht in ihrem Ausmaß jener von Buschland und Hartlaubbeständen, jedoch ist die Kalium-Rekretion in den Zwergstrauchbeständen auffallend groß. Der Umsatzfaktor nach Ulrich (1968), der die Mineralstoffabgabe durch Auswaschung und

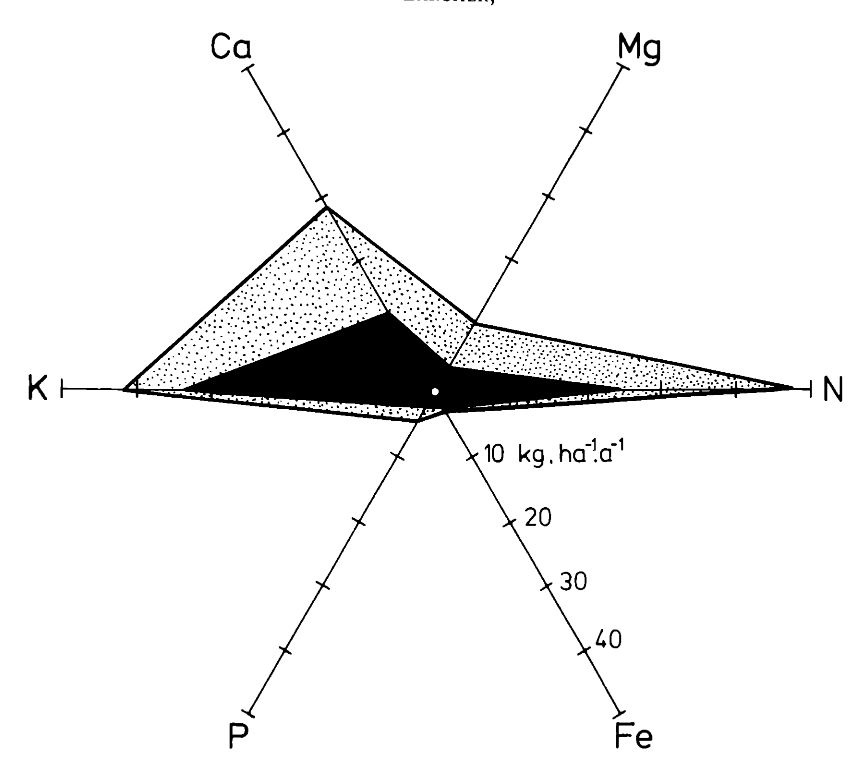
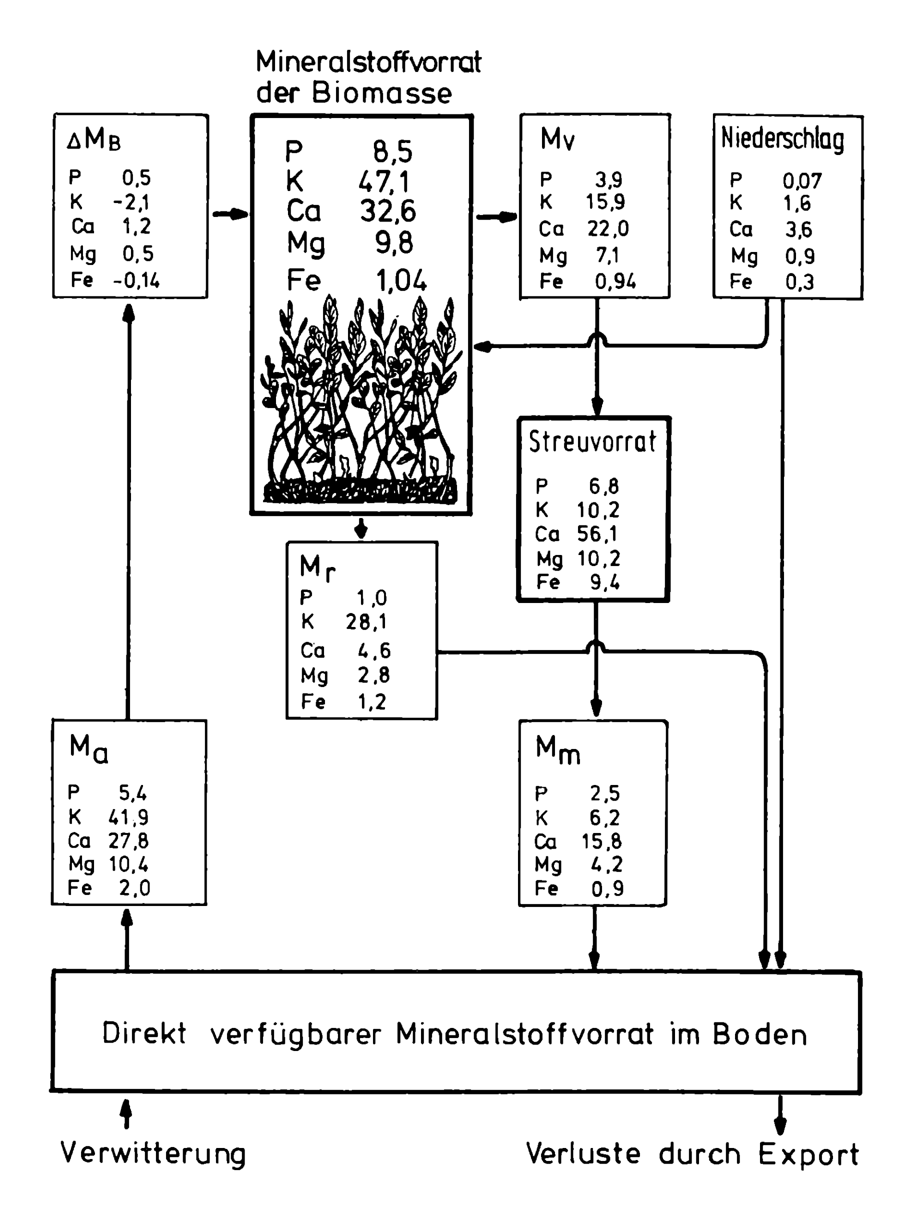


Abb. 12: Charakteristik der Mineralstoffaufnahme durch die *Loiseleuriaheide* (schwarzes Feld) und die *Vaccinienheide* (punktiertes Feld). Die Kalkarmut der sauren Böden auf dem Patscherkofel drückt sich besonders in der geringen Kalziumaufnahme der Loiseleuriaheide aus. Nach Berechnungen von N. SMEETS.

Abb. 13: Mineralstoffvorrat in kg.ha^{-1} und jährlicher Mineralstoffumsatz in der Vaccinienheide. M_a: jährliche Mineralstoffaufnahme durch die Pflanzen, $\triangle M_B$: durch den Biomassezuwachs gebundene Mineralstoffmenge, M_V: jährlicher Mineralstofftransfer durch Abwurf abgestorbener Pflanzenteile, Streuvorrat: Mineralstoffvorrat in der Streu, M_m: jährliche Mineralisierungsrate, M_r: durch Rekretion im Laufe des Jahres abgegebene Mineralstoffe, Niederschlag: jährlicher Mineralstoffimport durch Niederschläge. Nach N. SMEETS.


Mineralstoffhaushalt Vaccinienheide
Mineralstoffvorrat der Biomasse
ΔMB
P 0,5
K -2,1
Ca 1,2
Mg 0,5
Fe -0,14
P 8,5
K 47,1
Ca 32,6
Mg 9,8
Fe 1,04
Mv
P 3,9
K 15,9
Ca 22,0
Mg 7,1
Fe 0,94
Niederschlag
P 0,07
K 1,6
Ca 3,6
Mg 0,9
Fe 0,3
Streuvorrat
P 6,8
K 10,2
Ca 56,1
Mg 10,2
Fe 9,4
Mr
P 1,0
K 28,1
Ca 4,6
Mg 2,8
Fe 1,2
Ma
P 5,4
K 41,9
Ca 27,8
Mg 10,4
Fe 2,0
Mm
P 2,5
K 6,2
Ca 15,8
Mg 4,2
Fe 0,9
Direkt verfügbarer Mineralstoffvorrat im Boden
Verwitterung
Verluste durch Export

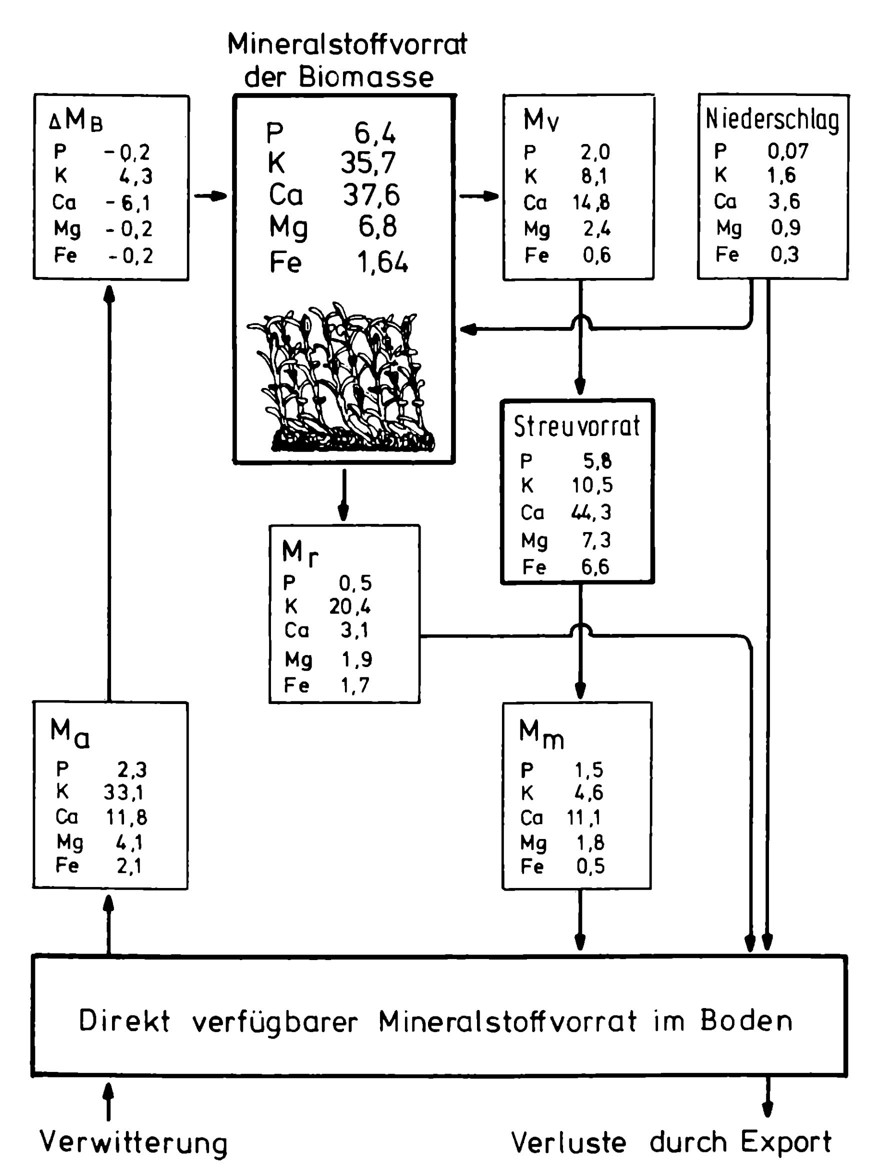


Abb. 14: Mineralstoffvorrat und jährlicher Mineralstoffumsatz in der Loiseleuriaheide. Bezeichnungen wie in Abb. 13. Nach N. SMEETS.

Tabelle 18: *Mineralstoffvorrat und Mineralstoffbilanz von Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel.* Alle Angaben in $kg \cdot ha^{-1}$ Nach N. SMEETS; Stickstoffvorrat berechnet nach Analysen von E. NÖTZEL und A. TSCHAGER.

	Vaccinienheide 1980 m MH								**Loiseleuriaheide 2000 m MH**							
	Asche	N	P	K	Ca	Mg	Fe	*Summe (ohne N)*	Asche	N	P	K	Ca	Mg	Fe	*Summe (ohne N)*
Mineralstoffvorrat Biomasse	680	(183)	21,5	94,5	112,4	25,4	8,8	*262,6*	546	177	17,0	67,0	97,2	22,7	7,5	*211,4*
Mineralomasse oberirdisch	296	(79)	9,5	51,3	35,6	11,0	1,6	*109,0*	238	75	7,0	38,4	40,0	7,3	2,0	*94,7*
Mineralomasse unterirdisch	384	(104)	12,0	43,2	76,8	14,4	7,2	*153,6*	308	102	10,1	28,6	57,2	15,4	5,5	*116,8*
Mineralstoffvorrat Streu	459	–	6,8	10,2	56,1	10,2	9,4	*92,7*	356	81	5,8	10,5	44,3	7,3	6,6	*74,5*
Jährliche Festlegung (ΔM_B)			0,5	–2,1	1,2	0,5	–0,1	*0*			–0,2	4,3	–6,1	–0,2	–0,2	*–2,4*
Jährlicher Abfall (M_{VA})			3,9	15,9	22,0	7,1	0,9	*49,8*			2,0	8,1	14,8	2,4	0,6	*27,9*
Mineralstoffinkorporat. (M_i)*			4,4	13,8	23,2	7,6	0,9	*49,9*			1,8	12,4	8,7	2,2	0,4	*25,5*
Auswaschung (M_r)			1,0	28,1	4,6	2,8	1,2	*37,7*			0,5	20,7	3,1	1,9	1,7	*27,9*
Mineralstoffaufnahme (M_a)**			5,4	41,9	27,8	10,4	2,0	*87,5*			2,3	33,1	11,8	4,1	2,1	*53,4*
Umsatzfaktor k_M***			*0,91*	*1,05*	*0,96*	*0,95*	*1,05*				*1,07*	*0,87*	*1,52*	*1,05*	*1,10*	
Zufuhr durch Niederschlag			0,07	1,6	3,6	0,9	0,3	*6,5*			0,07	1,6	3,6	0,9	0,3	*6,5*
Freisetzung durch Streuabbau			2,5	6,2	15,8	4,2	0,9	*29,6*			1,5	4,6	11,1	1,8	0,5	*19,5*

$M_i = \Delta M_B + M_{VA}$ $\quad M_a = M_i + M_r$ $\quad k_M = \dfrac{M_{VA} + M_r}{M_a}$

Abwurf von Pflanzenteilen auf die im Vergleichszeitraum durch die Pflanzen aufgenommene Menge dieses Bioelements bezieht, liegt zwischen 0,9 und 1,1, d. h. die Mineralstofffreisetzung entspricht etwa der Mineralstoffaufnahme. Nur das Kalzium in der Loiseleuriaheide überschreitet mit 1,5 die Gleichgewichtslage so sehr, daß mit einer Verarmung in der Pflanzendecke zu rechnen ist. Diese Befunde lassen erwarten, daß die Produktivität der Zwergstrauchheide Patscherkofel nicht nur durch die Kürze der Vegetationszeit und durch ungünstige Klimabedingungen, sondern auch durch Mineralstoffmangel begrenzt bzw. durch die Remineralisierungsrate auf eine bestimmte Höhe eingeregelt ist. Düngeversuche, die über das Ausmaß des Einflusses der mineralischen Ernährung auf die Stoffproduktion der Zwergstrauchbestände unter den gegebenen klimatischen Voraussetzungen Aufschluß geben könnten, waren geplant, wurden aber noch nicht durchgeführt.

7. Untersuchungen zum Wasserverbrauch und Wasserhaushalt der Zwergstrauchheide

Der Wasserhaushalt der Zwergsträucher auf dem Patscherkofel ist seit Jahrzehnten ein wiederholt bearbeitetes Forschungsthema am Innsbrucker Botanischen Institut. Mehrjährige Messungen der Transpiration, des Wassergehalts, des Wasserdefizits und des osmotischen Druckes der bestandbildenden Ericaceenzwergsträucher sind von PISEK und CARTELLIERI (1933) und PISEK, SOHM und CARTELLIERI (1935) ausgeführt und veröffentlicht worden. Aus diesen Daten haben PISEK und CARTELLIERI (1941) den Wasserverbrauch der Zwergstrauchbestände berechnet. Die Abhängigkeit des Spaltöffnungsverhaltens vom Wassersättigungsdefizit und das Ausmaß der Transpirationseinschränkung durch Spaltenschluß sind durch PISEK und WINKLER (1953), das Verhalten der kutikulären Transpiration, das Dürreüberdauerungsvermögen und die Dürreresistenz sind von PISEK und BERGER (1938), PISEK und LARCHER (1954) und LARCHER (1957, 1963 und 1972) eingehend untersucht und veröffentlicht worden. Angaben über Dichte, Bau und Beweglichkeit der Spaltapparate alpiner Zwergsträucher sind bei PISEK und CARTELLIERI (1933) und PISEK, KNAPP und DITTERSDORFER (1970) zu finden. Im Rahmen des IBP-Projektes konnte also von gründlichen Voruntersuchungen ausgegangen werden. Nachzutragen waren Messungen des Blattdiffusionswiderstandes zur quantitativen Erfassung des spezifischen Spaltöffnungsverhaltens in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen und dem physiologischen Zustand der Pflanze (als Grundlage für die Berechnung von Gaswechselmodellen) und laufende Bestimmungen der Xylemsaugspannung (als Hinweis auf den Zustand der

Wasserbilanz der Pflanzen). Da diese beiden Größen unter Freilandbedingungen händisch gemessen werden müssen, konnten sie nicht für alle bestandbildenden Zwergsträucher ermittelt werden, sondern nur für das Kontrastpaar *Loiseleuria procumbens* und *Calluna vulgaris.* Die Untersuchungen führte Ch. KÖRNER im Loiseleurio-Cetrarietum aus.

Die uneingeschränkte, maximale Transpiration der sommergrünen Zwergsträucher erreicht auf dem Patscherkofel Werte von 1000 bis 2000 mg g Frischgewicht h^{-1} bzw. rund 1000 mg dm^{-2} . h^{-1}; die immergrünen Zwergsträucher transpirieren im Sommer bis zu 400–650 mg g Frischgewicht h^{-1} bzw. bis 600–900 mg dm^{-2} h^{-1} (Tab. 19).

Spaltenschluß ist bei den immergrünen Zwergsträuchern außerordentlich wirksam und reduziert die Wasserabgabe auf wenige Prozent des Betrages bei unbehinderter Transpiration; der maximale Diffusionswiderstand nach Spaltenschluß ist dementsprechend hoch (siehe Tab. 19). Im Schließverhalten der Stomata reagieren *Loiseleuria* und *Calluna* unterschiedlich, was auch in den Tagesgängen des Blattdiffusionswiderstandes zum Ausdruck kommt (Abb. 15). Bei *Calluna* wird die Spaltweite untertags sehr sensibel und sehr ausgiebig reguliert, eine erhebliche Einschränkung der Diffusionsrate macht sich an Schönwettertagen bereits am späteren Vormittag bemerkbar. *Calluna* ist wegen der aufrechten Wuchsform der Verdunstungsbelastung durch trockene Luft besonders bei Wind ausgesetzt und reagiert darauf mit Spaltenverengung. *Loiseleuria* bewältigt den klimatischen Streß auf ihrem Standort durch Ausbildung dichter Teppiche, die ein vom Wind wenig beeinflußtes, ausgeglichenes Bestandesklima bedingen. Loiseleuriapflanzen sind an sich sehr empfindlich gegen trockene Luft: Bei 40 bis 50 % relativer Luftfeuchtigkeit schließen die Stomata auch dann, wenn die Wasserversorgung gut ist. Im Bestand sinkt aber infolge des hohen bestandeseigenen Austauschwiderstandes die Luftfeuchtigkeit kaum unter 80 %, weshalb Einzelpflanzen im geschlossenen Bestand ihre Spalten trotz trockener Luft und Windeinwirkung geöffnet halten können. Selbst bei Sturm kommt es zu keiner drastischen Spaltenschlußreaktion, sondern nur zu einer mäßigen Anhebung des Diffusionswiderstandes.

Während der Vegetationszeit sind die Zwergsträucher auf dem Patscherkofel ausreichend mit Wasser versorgt. Das Wassersättigungsdefizit übersteigt selten 20 % und nie 30 % des Sättigungswassergehalts (Tab. 20). Auch die Tagesschwankungen der Xylemsaugspannung sind gering, sie überschreiten kaum 20 bar und nur selten den Bereich von 15 bis 18 bar, bei dem Wassermangel bei immergrünen Ericaceenzwergsträuchern einen Spaltenschluß erzwingt.

Tabelle 19: *Transpiration und Wasserdampfdiffusion von Ericaceenzwergsträuchern auf dem Patscherkofel.* (a) Werte berechnet aus Angaben bei PISEK und CARTELLIERI (1933), (b) berechnet nach PISEK und CARTELLIERI (1933) und (1941), (c) berechnet aus Angaben bei LARCHER (1957) über die cuticuläre Transpiration unter Berücksichtigung der durchschnittlichen Verdunstungsbedingungen auf dem Patscherkofel im Spätwinter, (d) Freilandmessungen im Loiseleurio-Cetrarietum von Ch. KÖRNER, (e) Laboratoriumsmessungen von A. SCHEEL.

Meßgröße	*Loiseleuria procumbens*	*Calluna vulgaris*	*Vaccinium uliginosum*	*Vaccinium myrtillus*
Transpiration				
Maximale Transpirationsintensität an sommerlichen Schönwettertagen (a)	670 mg $dm_2^{-2} \cdot h^{-1}$	640 mg $dm_2^{-2} \cdot h^{-1}$	990 mg $dm_2^{-2} \cdot h^{-1}$	845 mg $dm_2^{-2} \cdot h^{-1}$
Tageswasserverbrauch an Schönwettertagen im Sommer (b)	4,6 g $dm_2^{-2} \cdot d^{-1}$	5,0 g $dm_2^{-2} \cdot d^{-1}$	5,5 g $dm_2^{-2} \cdot d^{-1}$	3,9 g $dm_2^{-2} \cdot d^{-1}$
Tageswasserverbrauch bei geschlossenen Spalten im Winter (c)	0,05 g $dm_2^{-2} \cdot d^{-1}$	—	—	—
Blattdiffusionswiderstand für Wasserdampf (in Klammern: *Leitfähigkeit*)	(d)	(d)	(e)	(e)
Minimaler Diffusionswiderstand *(maximale Lf.)* bei weit geöffneten Spalten	3,1 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,32 cm s^{-1})*	2,1 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,48 cm · s^{-1})*	So: 4,0 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,25 cm · s^{-1})* Sch.: 4,9 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,20 cm · s^{-1})*	4,2 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,24 cm · s^{-1})* 5,0 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,20 cm · s^{-1})*
Maximaler Diffusionswiderstand *(minimale Lf.)* nach Spaltenschluß (= cuticulärer Widerstand)	>100 $s \cdot cm^{-1}$ *(<0,01 cm · s^{-1})*	>100 $s \cdot cm^{-1}$ *(<0,01 cm · s^{-1})*	So: 85 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,012 cm · s^{-1})* Sch: 73 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,014 cm · s^{-1})*	105 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,009 cm · s^{-1})* 187 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,005 cm · s^{-1})*
Mittlerer Diffusionswiderstand an Schönwettertagen (6–18 Uhr im Sommer)	4,4 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,23 cm · s^{-1})*	5,0 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,2 cm · s^{-1})*		
Höchstwerte des Diffusionswiderstandes in der Nacht (Juli – August)	10–15 $s \cdot cm^{-1}$ *(0,06–0,1 cm · s^{-1})*	>100 $s \cdot cm^{-1}$ *(<0,01 cm · s$-$1)*		

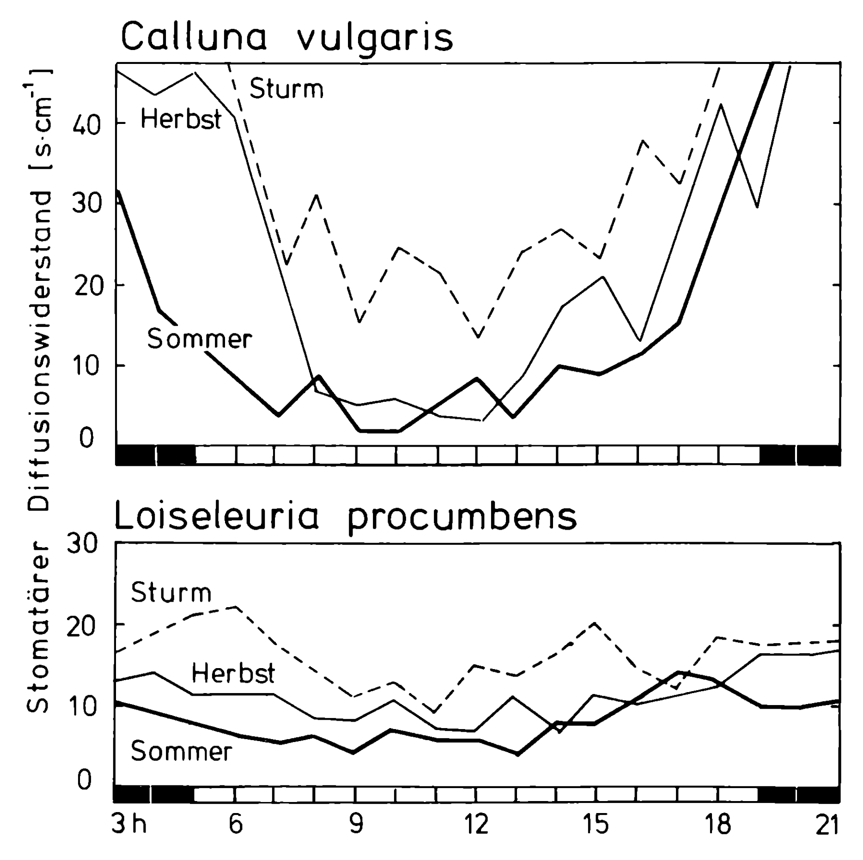


Abb. 15: Tagesgänge des stomatären Diffusionswiderstandes für Wasserdampf in assimilierenden Sprossen von *Calluna vulgaris* und *Loiseleuria procumbens* im Loiseleurio-Cetrarietum an einem wolkenlosen windstillen Augusttag, an einem heiteren Herbsttag nach kalter Nacht und an einem sonnigen Herbsttag bei Föhnsturm mit Windgeschwindigkeiten von 20 m.s^{-1}. *Loiseleuria* behält die Spaltapparate auch nachts weit offen, *Calluna* schließt die Spalten in der Nacht. Untertags bleiben bei Schönwetter die Stomata weit geöffnet, obwohl um die Mittagszeit bei *Loiseleuria* und *Calluna* im Sommer 16 bis 20 bar Xylemsaugspannung auftritt. Nach KÖRNER (1976).

I m W i n t e r ist bei allen Zwergsträuchern die Wasserabgabe auf ein Minimum herabgesetzt. Bei den sommergrünen Arten wird durch den Laubabwurf die verdunstende Oberfläche beträchtlich verringert, bei den immergrünen Arten ist die Wasserabgabe auf den Betrag der kutikulären Transpiration reduziert. Der Blattdiffusionswiderstand ist bei *Loiseleuria* und *Calluna* unabhängig von den Witterungsbedingungen

Tabelle 20: Wassersättigungsdefizit und Xylemsaugspannung von Zwergsträuchern des Loiseleurio-Cetrarietum im Sommer. Nach Messungen von Ch. KÖRNER.

	Loiseleuria procumbens	*Calluna vulgaris*
Wassersättigungsdefizit (a)		
Absolutes Maximum während der Vegetationsperiode	22 %	27 %
Mittleres Maximum an Schönwettertagen	12 %	18 %
Xylemsaugspannung (b)		
Absolutes Maximum (August 1974)	20 bar	22 bar
Höchstwerte an Schönwettertagen	(9)–13–(17) bar	(14)–17–(18) bar
Morgenminimum	um 3 bar	um 3 bar
Saugspannung bei beginnender Spaltweitenreduktion	(16)–17–(20) bar	(12)–16–(18) bar

(a) In % des Sättigungswassergehaltes
(b) Gemessen mit der Druckapparatur

von Anfang November bis Ende März sehr hoch. Unter Freilandbedingungen öffnen sich die Spalten im Winter nie, auch nicht bei starker Strahlung und oberflächlichem Auftauen des Bodens. Im Laboratorium gelingt es hingegen, abgeschnittene Sprosse durch Wärmebehandlung innerhalb von 2 bis 5 Tagen so weit zu aktivieren, daß sich die Spalten etwas öffnen, jedoch niemals im Ausmaß sommerlicher Diffusionsraten.

Die Transpiration von Zwergstrauchbeständen beträgt nach einer Hochrechnung von PISEK und CARTELLIERI (1941) in der gesamten Vegetationszeit rund 100–200 l . m^{-2}, was einer durchschnittlichen Bestandesverdunstung von 1,6 bis 3,1 mm pro Tag entspricht. An Schönwettertagen im Sommer kann die Bestandesverdunstung des Loiseleurio-Cetrarietums bei guter Wasserversorgung nach Messungen von Ch. KÖRNER Werte von 5 bis 6 mm erreichen. Bei oberflächlicher Austrocknung des Bodens, besonders während Föhnperioden, schränken die Pflanzen die Transpiration ein, wodurch die Flächenverdunstung der Zwergstrauchheide auf etwa die Hälfte der potentiellen Evapotranspiration zurückgeht (CERNUSCA, 1976 c). Die Analyse der Diffusionsvorgänge hat ergeben, daß in Loiseleuriateppichen die Pflanzendecke mit etwa 88 %, die Bodenoberfläche und die Streuauflage mit rund 12 % an der Evapotranspiration beteiligt sind. In vorwiegend von Callunahorsten besetzten Bereichen der offenen Zwergstrauchheide am Patscherkofelgipfel beträgt der Anteil der Bodenverdunstung etwa 21 % der Evapotranspiration.

Für das Loiseleurio-Cetrarietum konnte auf Grund der Verdunstungsmessungen und zusätzlicher Bestimmungen von Größen des Bestandes- und des Bodenwasserhaushalts durch H. GUGGENBERGER

eine W a s s e r b i l a n z für die Vegetationsperiode 1976 erstellt werden. Daraus ergibt sich, daß in diesem Bereich der Zwergstrauchheide rund 25 % des auftreffenden Niederschlags durch Interzeption abgefangen wurden, rund 29 % der aufgenommenen Niederschlagsmenge entwichen durch Evapotranspiration und rund 52,5 % flossen ab (28,5 % oberflächlich, 24 % unterirdisch). Trotz der extremen Sommertrockenheit, die 1976 in West- und Mitteleuropa schwere Dürreschäden in landwirtschaftlichen Kulturen verursachte, war die Summe der Verluste nur wenig größer (nämlich 106 % des Freilandniederschlags) als die Niederschlagseinnahme. Das Wasserdefizit wurde durch Ausschöpfung von Wasserreserven des Bodens gedeckt: Der Bodenwassergehalt nahm von Anfang Mai bis Mitte Oktober 1976 auf 56,8 % des Ausgangswerts ab, pro m^2 Oberfläche wurden in diesen 5 Monaten rund 37 Liter Wasser dem Boden entzogen. Die B o d e n s a u g s p a n n u n g in den am dichtesten durchwurzelten A-Horizonten stieg im Durchschnitt nicht über 3 bar, zumeist lag sie bei 0,1–0,8 bar. Im ebenfalls noch durchwurzelten B-Horizont überstieg die Saugspannung nie 0,3 bar. Die Zwergstrauchheide weist also selbst in sehr trockenen Jahren einen ziemlich ausgeglichenen Wasserhaushalt auf, in normal niederschlagsreichen Jahren werden Bodenwasserreserven nur sehr kurzfristig angegriffen.

Im W i n t e r h a l b j a h r ist die Evapotranspiration minimal. Da die Niederschläge in fester Form fallen, erfolgt ein Abfluß nur dann, wenn Schnee schmilzt, Versickerung nur dann, wenn der Boden nicht gefroren ist. Der Oberflächenabfluß ist im Winter gering (12 % der Niederschlagssumme im Zeitraum zwischen November 1975 und März 1976), zur Zeit der Frühjahrsschneeschmelze dagegen bedeutend stärker als während der Vegetationsperiode. Um diese Zeit wird auch der Wasservorrat im Boden wieder voll aufgefüllt.

8. Klimatische Belastung und Klimaresistenz der Zwergsträucher

Oberhalb der Waldgrenze werden die Pflanzen vor allem durch Temperaturexzesse und durch den Wind beansprucht. F r o s t ist jederzeit im Jahr möglich, H i t z e tritt auf windgeschützten süd- und südwestgeneigten Standorten bei starker Einstrahlung und oberflächlicher Bodenaustrocknung auf. W i n d kann Zwergsträucher und andere Pflanzen der alpinen Stufe unmittelbar durch die Aufprallwirkung schädigen und durch Bodenerosion offene Pflanzenbestände weiter lichten. Vom Wind mitgeführte Feststoffe (Sand, Eiskristalle) wurden immer wieder für die Entstehung der Windschlifform von

Bäumen, Zwergsträuchern und Polsterpflanzen an und oberhalb der Waldgrenze verantwortlich gemacht, doch ist eine Beweisführung sehr schwierig. Wind bläst außerdem trockene Luft an die Pflanzen heran und erhöht dadurch die Austrocknungsbelastung von Sproßteilen, die aus der Oberfläche der Pflanzendecke vorragen. Eine wichtige indirekte Auswirkung des Windes auf die klimatische Belastung der Pflanzen im Gebirge ist die reliefabhängige Schneeverteilung im Gelände, insbesondere die Schneeverblasung von windexponierten Flächen.

8. 1. Schädigung der Pflanzen während der Vegetationszeit

Während der Vegetationszeit ist die klimatische Belastung der Zwergstrauchheide gering. Mit nennenswerter Schädigung der Pflanzen ist allenfalls durch Frühjahrs und Frühsommerfröste zu rechnen (siehe Tab. 22 und 23 sowie Abb. 17, vgl. dazu die Tabellen 6 bis 9). Die Erfrierungen erfassen dann aber höchstens die Blätter und die Triebspitzen und richten daher keinen allzu großen, vor allem keinen irreparablen Schaden an.

Durch hohe Temperaturen werden in der alpinen Stufe am ehesten spalierwüchsige Zwergsträucher, Rosetten- und Polsterpflanzen beeinträchtigt (LARCHER und WAGNER 1976). Die Sproßtemperatur niederliegender Zwergsträucher wie *Loiseleuria procumbens* und *Arctostaphylos uva ursi* erreicht gelegentlich, wenn auch nur kurzzeitig, 40°–45° C; die reifen Blätter und Sprosse erleiden Halbschaden bei 48°–52° C (Tab. 21 und Abb. 16). Aufrecht wachsende immergrüne Zwergsträucher erwärmen sich kaum über 40° C und vertragen ungeschädigt mindestens 45° C. Die sommergrünen Vacciniumarten sind etwas empfindlicher (Halbschaden ab 44° C), im Hinblick auf die geringere Hitzebeanspruchung ihrer Wuchsplätze verbleibt ihnen jedoch eine ausreichende Resistenzreserve. Bei anhaltendem Strahlungswetter und beginnender Trockenheit nimmt die Hitzeresistenz innerhalb von Tagen um 2° bis 4° C adaptiv zu („potentielle Hitzeresistenz" in Tab. 21 und Abb. 16), wodurch sich die Hitzegefährdung der Zwergsträucher weiter verringert. Eine Hitzeschädigung von Ericaceenzwergsträuchern auf dem Patscherkofel ist daher sehr unwahrscheinlich, sofern diese im Bestand wachsen. Wohl aber könnten Sproßteile, die über locker liegende Steine oder auf vegetationslose Rohhumusanrisse übergreifen, Schäden erleiden. An solchen Stellen treten auch Temperaturen um und über 50° C auf. Hitze erschwert zweifellos die Überwachsung von Barflecken und Erosionsstellen. Vor allem verhindert sie das Aufkommen von Keimlingen und damit die Wiederbesiedlung solcher Stellen. Nach Untersuchungen von M. ECCHER

Tabelle 21: *Hitzeresistenz von Ericaceenzwergsträuchern im Sommer und Hitzebelastung der Pflanzen auf dem Patscherkofel.* Hitzeresistenz: Temperatur in °C, die nach halbstündiger Einwirkung 50 % der Proben letal schädigt. *Aktuelle Hitzeresistenz:* Zustand bei durchschnittlichem Witterungscharakter; *potentielle Hitzeresistenz:* Adaptationszustand nach längerer Schönwetterperiode oder experimenteller Hitzeabhärtung (bei 40° C). Nach Messungen von W. LARCHER und G. MEYER; Angaben über Hitzebelastung aus CERNUSCA (1976 b) und LARCHER und WAGNER (1976).

	Aktuelle Hitzeresistenz	Potentielle Hitzeresistenz
Vaccinium myrtillus		
Blüten	42–46	
Blätter	44–48	50
oberirdische Sproßachsen	48–50	52
unterirdische Achsen	46	48
Vaccinium uliginosum		
Blüten	44–46	
Blätter	44–48	50
oberirdische Sproßachsen	50–52	52
unterirdische Achsen	44	48
Calluna vulgaris		
Blüten	47	
assimilierende Sprosse	48–50	52
Sproßachsen	48–52	54
unterirdische Achsen	44–46	48
Loiseleuria procumbens		
Blätter	46–52	54
oberirdische Sproßachsen	48–52	55
unterirdische Achsen	44–46	48
Arctostaphylos uva ursi		
Früchte	50–52	
Blätter	47–52	54
oberirdische Sproßachsen	48–52	56
Kriechachse	51–52	55
Temperaturmaxima in der *Zwergstrauchheide*		
Vaccinienheide	30–35° C	
Loiseleuriaheide	35–40° C	
Maximale *Blattemperaturen*		
Arctostaphylos uva ursi	44° C	
Loiseleuria procumbens	43° C	

gehen die Keimpflanzen von *Loiseleuria procumbens* schon bei 48° vollständig zugrunde, die Samen vertragen hingegen rund 60° C ohne Schaden.

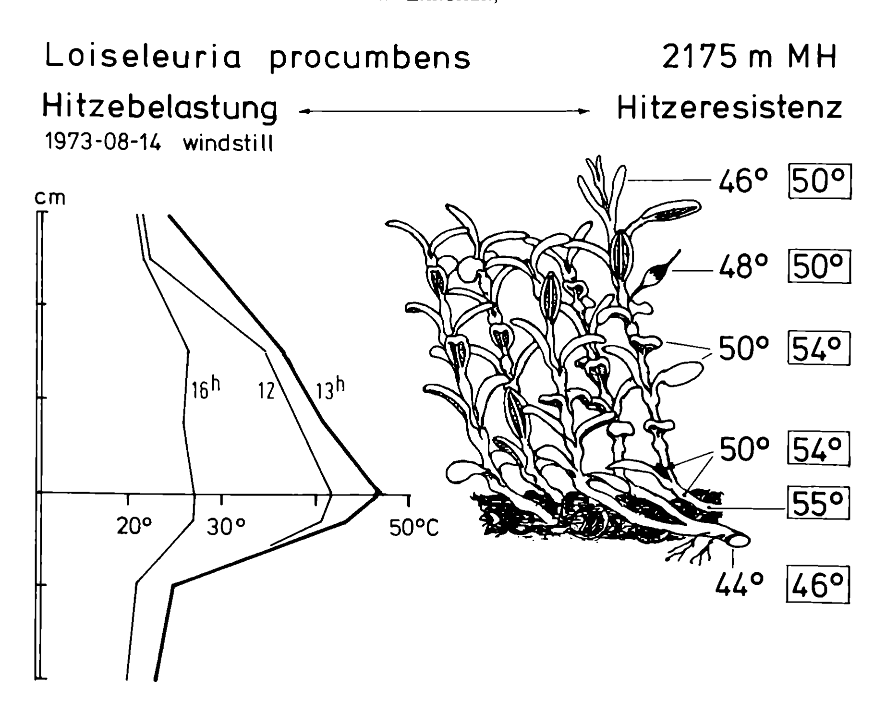


Abb. 16: Hitzebelastung eines Loiseleuriaspaliers im Loiseleurio-Cetrarietum an einem windstillen wolkenlosen Hochsommertag und Hitzeresistenz von *Loiseleuria procumbens.* Die Hitzebelastung ist am größten an der Streuoberfläche (Temperaturmaximum an diesem Tag: 47,5° C), die Lufttemperatur betrug um 13.00 Uhr in 10 cm Höhe über dem Bestand 19,4° C, in 2 m Höhe 16,6° C. Die starke Überhitzung der Pflanzendecke dauert nur wenige Stunden. Die Hitzeresistenz ist als Temperatur angegeben, die nach halbstündiger Einwirkung einen 50%igen Schaden verursacht. *Freistehende Zahlen:* Hitzeresistenz der verschiedenen Pflanzenteile im wassergesättigten, nicht abgehärteten Zustand; *umrandete Zahlen:* potentielle Hitzeresistenz bei maximaler Hitzeabhärtung im Sommer. Bestandestemperaturen nach Registrierungen von A. CERNUSCA, Resistenzwerte nach Messungen von W. LARCHER.

8. 2. Winterschäden in der Zwergstrauchheide

Für die Pflanzen an der Waldgrenze und darüber ist der Bergwinter (vom Beginn häufiger Fröste mit Temperaturen unter – 10° C im Oktober bis zur Frühjahrsschneeschmelze im April und Mai) die gefährlichste Zeit. Entscheidend für die Überwinterung ist für die meisten Pflanzen im Gebirge ein ausreichender Schneeschutz. Die Mindestschneehöhe bestimmt in der Vaccinienheide die Höhe der Pflanzendecke. Sproßteile, die im Winter über die Schneedecke hinausragen, gehen größtenteils

durch Fraß, Frost oder Vertrocknen verloren. Hauptsächlich auf diese Weise dürfte die für die Gebirgsvegetation der gemäßigten Zone bezeichnende Wuchshöhennivellierung zustandekommen (LARCHER, 1975). Nach dem Ausapern sind besonders im oberen Bereich der Zwergstrauchheide und auf schneearmen Standorten alljährlich erhebliche Winterschäden zu erkennen, die in der Biomasseabnahme und der Zunahme von anhaftendem toten Material und Streu (siehe SCHMIDT 1977) ihren quantitativen Ausdruck finden. Die Schädigung ist durch braune oder schwarze Verfärbungen der Blätter, durch Vertrocknen von oberirdischen Sprossen, bei *Calluna* teilweise auch durch nachträgliches Verpilzen abgestorbener oder schwer geschädigter Sproßbereiche erkennbar. Zwei Hauptursachen kommen für die Schäden, deren Ausmaß und Verteilung im Gelände in verschiedenen Wintern sehr unterschiedlich ist, in Frage: Erfrierungen und Frosttrocknis (Vertrocknen infolge unzureichender Wasserversorgung der Sprosse bei Bodenfrost). Durch regelmäßige Beobachtung der Schneeverteilung und der auftretenden Schäden während des Winters, durch fortlaufende Überwachung des Wassergehalts ungenügend schneegeschützter Pflanzen und durch die experimentelle Bestimmung der Kälteresistenz und der Austrocknungsresistenz der Zwergsträucher wurde versucht, das Zustandekommen und die maßgebliche Ursache der Winterschäden in der Zwergstrauchheide aufzuklären. Eine Reihe vorangegangener Arbeiten aus dem Innsbrucker Institut (ULMER 1937, PISEK, SOHM und CARTELLIERI 1935, PISEK und SCHIESSL 1947, PISEK und LARCHER 1954, LARCHER 1957, 1963 und 1972) stellte dafür eine wertvolle Ausgangsgrundlage dar.

Der Zusammenhang zwischen Schneeverteilung und Winterschäden wurde vor allem im schneearmen Winter 1973/74 bei regelmäßigen Begehungen aufgenommen (W. LARCHER) und durch fotografische Aufnahmen (Ch. KÖRNER) festgehalten. Das Einschneien erfolgt zwar höhenparallel, die Schneeverteilung im Gelände ist aber durch die Neigung und Exposition der Flächen zum Wind (Luv-, Leelage) und zur Einstrahlung bestimmt. Bei unvollständiger Schneebedeckung entsteht das Bild einer Schneefleckenlandschaft mit charakteristischen Abblasfiguren (beim Einschneien und in Föhnperioden vor allem in der strahlungsarmen ersten Winterhälfte) und Abschmelzfiguren (vor allem im strahlungsreichen Spätwinter und bei der Frühjahrsausaperung).

Bei einer Begehung nach mehrtägigem heftigem Föhnsturm Ende Dezember 1973 zeigte sich folgendes Bild: Im oberen Bereich der Zwergstrauchheide waren die freigeblasenen Flächen hauptsächlich vegetationslos oder schütter mit vereinzelten Loiseleuriapolstern, Horsten

von *Juncus trifidus* und Flechten besetzt, in mittleren und tieferen Lagen des Zwergstrauchgürtels waren auch *Arctostaphylos uva ursi, Calluna vulgaris, Vaccinium uliginosum* und sehr selten *Vaccinium vitis idaea* auf schneefreien oder schneearmen Stellen anzutreffen. Von den krautigen, grün überwinternden Pflanzen war auf schneefreien Stellen am häufigsten *Primula minima* zu finden. *Vaccinium myrtillus* und *Rhododendron ferrugineum* lagen größtenteils unter Schnee, nur stellenweise ragten Sproßspitzen über die Schneedecke heraus. Schon zu dieser Zeit gab es bei *Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis idaea, Arctostaphylos uva ursi* und *Rhododendron ferrugineum* ausgedehnte Verfärbungen des Laubes und der assimilierenden Sprosse. Loiseleuriapflanzen auf schneefreien Stellen hatten zitronengelbe bis lachsrote, runzlige Blätter.

Ende Dezember war der Boden überall ab 1 cm Tiefe dauernd gefroren, die Pflanzen hingegen erwärmten sich bei Strahlungswetter um die Mittagszeit erheblich: Bei einer Lufttemperatur von – 1° bis – 4° C und einer Bodenoberflächentemperatur von 0° C wurden in Loiseleuriaspalieren Temperaturen bis + 15° und + 20° C gemessen, in dichten, niedrigen Calluna-Polstern bis + 10° und + 13° C.

Ende März, zu Beginn der Frühjahrsschneeschmelze, war der Schnee im selben Gebiet ganz anders verteilt als im Dezember. Im Hochwinter lagert sich der leicht verfrachtbare Pulverschnee vorwiegend im Windschatten von Geländekanten und anderen Hindernissen ab, im Spätwinter entsteht durch wiederholtes Tauen und Gefrieren ein grobkörniger, schwer verblasbarer Schnee, der zuerst auf süd- und südwestgeneigten Flächen schwindet. Im Spätwinter ausapernde Zwergsträucher sind daher gut mit Schmelzwasser versorgt, das sich auf Einebnungen und in Mulden sammelt. Die nunmehr freigegebenen Zwergsträucher waren teils schadenfrei, teils geschädigt: Nebeneinander fand man *Loiseleuria* mit lachsroten Blättern (im Winter weitgehend ohne Schneeschutz, jedoch ungeschädigt), mit anthocyanroten und mit grünen Blättern (im Winter durchgehend unter Schnee), *Arctostaphylos* mit grünen, anthocyanroten und vertrockneten, schwarzbraunen Blättern, *Calluna* gesund grün oder teilgeschädigt, schwarz und verschimmelt. Die Vaccinienarten lagen noch unter dem Schnee.

Nach dem Winter 1973/74 hatte man den Eindruck, daß die Verteilung der Schäden in der Pflanzendecke eher einen Zusammenhang mit der Lage der Abblasfiguren im Hochwinter als mit jener der Abschmelzfiguren erkennen ließe. In anderen Wintern kann sich je nach dem Zeitpunkt und der Strenge der Herbstfröste, dem Einschneitermin, der Schneemenge, der Föhnhäufigkeit und dem Ausaperungsverlauf durchaus Anderes ergeben. Aussagen über das Zustandekommen und die Ursachen der Winterschäden können daher nicht allein vom Erschei-

nungsbild am Standort ausgehen, sondern müssen durch experimentelle Resistenzanalysen unterstützt werden.

Den Ergebnissen der Kälteresistenzbestimmungen von G. MEYER ist zu entnehmen, daß die beiden hoch in die Arktis vordringenden Ericaceenzwergsträucher *Loiseleuria procumbens* und *Vaccinium uliginosum* im Winter in allen oberirdischen Teilen eine Frosthärte von wenigstens – 30° C, normalerweise jedoch von – 40° C und mehr erwerben (Tab. 22, Abb. 17). Diese Arten sind bei voller Abhärtung durch eine Resistenzreserve von 10° bis 30° C geschützt, so daß sie auf dem Patscherkofel selbst in extrem kalten Wintern nicht erfrieren dürften. Als Resistenzreserve ist in der Tab. 23 die Differenz zwischen den im Bereich des Zwergstrauchgürtels beobachteten Tiefsttemperaturen und der Temperatur, bei deren Unterschreitung eine deutliche Frostschädigung der Sprosse zu erwarten ist, angegeben. *Vaccinium myrtillus* und *Calluna vulgaris* werden weniger frostresistent und könnten in strengen Wintern sehr wohl Kälteschäden erleiden. Die Blätter von *Arctostaphylos uva ursi* sind ähnlich winterfrostempfindlich wie die assimilierenden Triebe von *Calluna*.

Bei allen Arten ist die Frostgefährdung am geringsten im Herbst und am größten im Frühjahr. Im Herbst erfolgt die Abhärtung so schnell, daß die Oktoberfröste ohne Schaden vertragen werden. Im Frühjahr wird das winterliche Resistenzniveau von *Vaccinium uliginosum*, *Calluna* und *Arctostaphylos* verhältnismäßig frühzeitig aufgegeben, von *Vaccinium myrtillus* und *Loiseleuria* erst später, dafür umso rascher. Dann können alle Arten bei Frosteinbrüchen nach Warmwetter geschädigt werden.

Der Nachweis winterlicher Austrocknungsschäden (Frosttrocknis) ist möglich, wenn der relative Wassergehalt der aus dem Schnee ragenden Sprosse während des Winters fortlaufend festgestellt und mit dem experimentell bestimmten Grenzwassergehalt bei beginnender oder größerer, z. B. 10%iger Schädigung verglichen wird (Abb. 18). Die Austrocknungsbeanspruchung kann auch nach der Formel von HÖFLER et al. (1941) aus dem höchsten am Standort festgestellten Wassersättigungsdefizit, bezogen auf das kritische Wassersättigungsdefizit bei Schädigungsbeginn, ausgedrückt werden (Tab. 24). Obwohl dieses Verfahren einfach ist, sind Aussagen über das Ausmaß der Gefährdung von Zwergsträuchern auf dem Patscherkofel durch Frosttrocknis noch immer recht unsicher. Pflanzen auf exponierten Standorten werden abwechselnd freigeblasen oder durch Abschmelzvorgänge aper, dann wieder eingeschneit, so daß bei jeder Begehung Veränderungen in der Schneebedeckung zu verzeichnen sind. Die im Laufe des Winters an Pflanzen desselben Wuchsplatzes festge-

Tabelle 22: *Kälteresistenz von Ericaceenzwergsträuchern und Temperaturminima auf dem Patscherkofel.* Kälteresistenz: Temperatur in °C, bei der 50 % der untersuchten Proben erfrieren (TL_{50}); die Zahlen begrenzen die Spanne zwischen der *minimalen Kälteresistenz* (Pflanzen auf niedrigstem Abhärtungsniveau) und der *potentiellen Kälteresistenz* (Pflanzen maximal abgehärtet). Nach G. MEYER und Angaben bei ULMER (1937), PISEK und SCHIESSL (1947) und PISEK et al. (1967).

	Resistenz-anstiegs-phase (Oktober)	Resistenz-höchststand (Hoch-winter)	Resistenz-abfall (März – April)	Resistenz-tiefststand (Sommer)
Vaccinium myrtillus				
Blätter	–	–	–	−4/−5
letztjährige Sproßspitzen	−15/−30	−20/−35	−15/−25	−5/−8
mehrjährige Sproßachsen	−20/−30	−25/−35	−15/−30	−6/−12
unterirdische Achsen	−5/−15	−10/−30	−5/−15	um −5
Vaccinium uliginosum				
Blätter	–	–	–	−4/−8
letztjährige Sproßspitzen	−20/−30	−30/−40	−15/−30	−5/−8
mehrjährige Sproßachsen	−30/−40	−40/−60	−20/−40	−8/−12
unterirdische Achsen	−5/−15	−15/−35	−10/−20	um −5
Calluna vulgaris				
assimilierende Sprosse	−12/−25	−25/−35	−15/−30	−5/−9
mehrjährige Sproßachsen	−20/−30	−25/−30	−15/−30	−5/−9
unterirdische Achsen	−10/−15	−10/−25	−5/−15	um −5
Loiseleuria procumbens				
Blätter	−20/−30	−35/−50	−20/−40	−5/−8
mehrjährige Sproßachsen	−20/−45	−40/−60	−15/−40	−7/−12
unterirdische Achsen	−10/−15	−10/−25	−8/−15	um −5
Lufttemperatur				
absol. Minimum 1951–1960	−9,8	−28,8	−18,7/−14,4	Juni: −6,6
absol. Minimum 1970–1975	−12,7	−26,3	−26,3/−16,0	Juni: −6,3
Mittel der absol. Minima*	−10	−20	−15	−4
Bodentemperatur**				
schneefreier Standort				
Temp.-Min. in 5 cm Tiefe		−8		
Temp.-Min. in 30 cm Tiefe		−5		
unter ca. 50 cm Schnee				
5 cm Tiefe		−5 bis −2		
30 cm Tiefe		−3 bis −2		

* Durchschnittswerte aus Angaben in der Tab. 6 und bei WINKLER und MOSER (1967).
** Nach täglichen Messungen von W BÜTTNER im Alpengarten Patscherkofel während des Winters 1951/52; Minimum der Lufttemperatur in diesem Winter −17° C. Näheres bei LARCHER (1957).

Loiseleuria procumbens Kälteresistenz

Winter Sommer

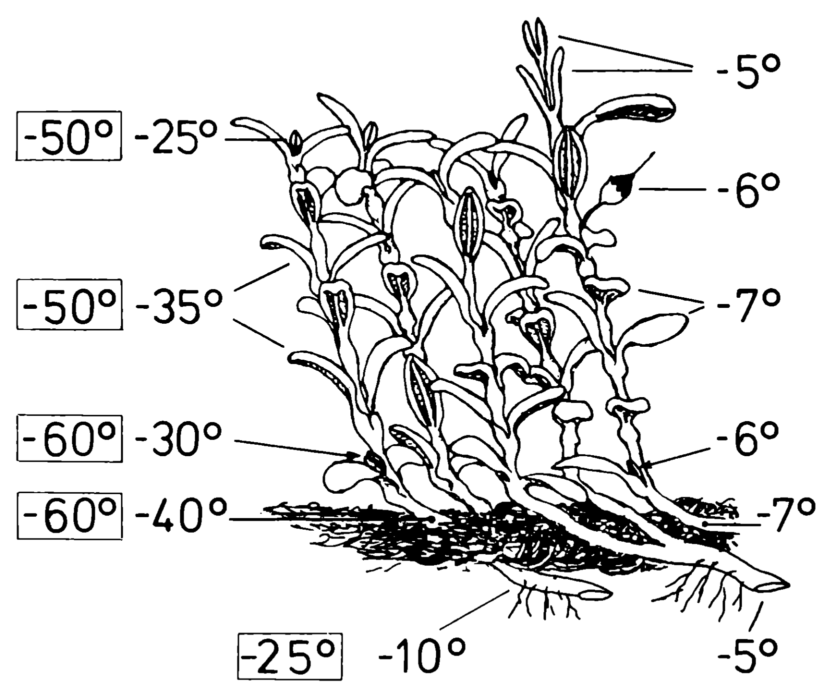


Abb. 17: Kälteresistenz von *Loiseleuria procumbens* im Sommer und Winter. Als Kälteresistenz ist die Temperatur angegeben, bei der nach längerer Einwirkung ein 50%iger Schaden eintritt. *Freistehende Zahlen:* minimale Kälteresistenz von wenig oder nicht abgehärteten Pflanzen, *umrandete Zahlen:* potentielle Kälteresistenz im Zustand maximaler Abhärtung. Nach Messungen von G. MEYER unter Einbeziehung von Angaben bei ULMER (1937), PISEK und SCHIESSL (1947) und LARCHER und WAGNER (1976).

stellten Wassersättigungsdefizite schwanken erheblich, weil die Zwergsträucher immer wieder Gelegenheit zur Wasseraufnahme durch sproßbürtige Wurzeln im obersten Zentimeter des Bodens haben. Der wichtigste Hinweis auf Frosttrocknis als Schadensursache ergibt sich aus einer allmählichen Zunahme des Wassermangels. Da Winterdürre ein langsam verlaufender Prozeß ist, sind Frosttrocknisschäden

Tabelle 23: Resistenzreserve der oberirdischen Sprosse von Ericaceenzwergsträuchern auf dem Patscherkofel. (a) *Minimale Resistenzreserve:* Differenz in °C zwischen Mittel der absolutenTemperaturminima und minimaler Kälteresistenz, (b) *Resistenzreserve bei Extrembelastung:* Differenz zwischen absolutem Temperaturminimum und potentieller Kälteresistenz. Nach Daten aus der Tabelle 22.

	Oktober		Hochwinter		Frühjahr		Sommer	
	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)
Vaccinium myrtillus								
Blätter	–		–		–		0	0
Sproßspitzen	5	18	0	5	0	5	1	2
mehrjährige Achsen	10	18	5	5	0	10	2	6
Vaccinium uliginosum								
Blätter	–		–		–		0	2
Sproßspitzen	10	18	10	10	0	10	1	2
mehrjährige Achsen	20	28	20	30	5	20	4	6
Calluna vulgaris								
assimilierende Sprosse	2	13	5	5	0	10	1	3
mehrjährige Achsen	10	18	5	0	0	10	1	3
Loiseleuria procumbens								
Blätter	10	18	15	20	5	20	1	2
mehrjährige Achsen	10	33	20	30	0	20	3	6

Tabelle 24: *Austrocknungsbeanspruchung und Austrocknungsresistenz der Blätter immergrüner Ericaceen auf schneearmen Standorten der Zwergstrauchheide Patscherkofel.* Nach (a) PISEK, SOHM und CARTELLIERI 1935, (b) PISEK und LARCHER 1954, (c) LARCHER 1972 und (d) KÖRNER 1976; (e) Vergleichswerte aus Schottland von BANNISTER 1964.

	WSD_{max} am Standort	WSD_{krit}	$WSD_{L\,10}$	Austrocknungs-beanspruchung am Standort
Loiseleuria procumbens	47 % (a)			72 %
	59 % (c)	65 % (b)	70 % (b)	91 %
	65 % (d)			
Calluna vulgaris	55 % (d)	ca. 60 % (d)	70 % (e)	ca. 92 %
Arctostaphylos uva ursi	32 % (a)	55 % (b)	65 % (b)	58 %

WSD_{max} = Maximales Wassersättigungsdefizit am Standort
WSD_{krit} = Kritisches Wassersättigungsdefizit bei Beginn sichtbarer Schädigung
$WSD_{L\,10}$ = Wassersättigungsdefizit bei rund 10%iger Schädigung (Letalität 10 %)

$$\textit{Austrocknungsbeanspruchung} = \frac{WSD_{max}}{WSD_{krit}} \; 100$$

Die Wassersättigungsdefizite sind teilweise aus Angaben über relative Wassergehalte berechnet und stets auf den Sättigungswassergehalt von Blättern im Winter bezogen.

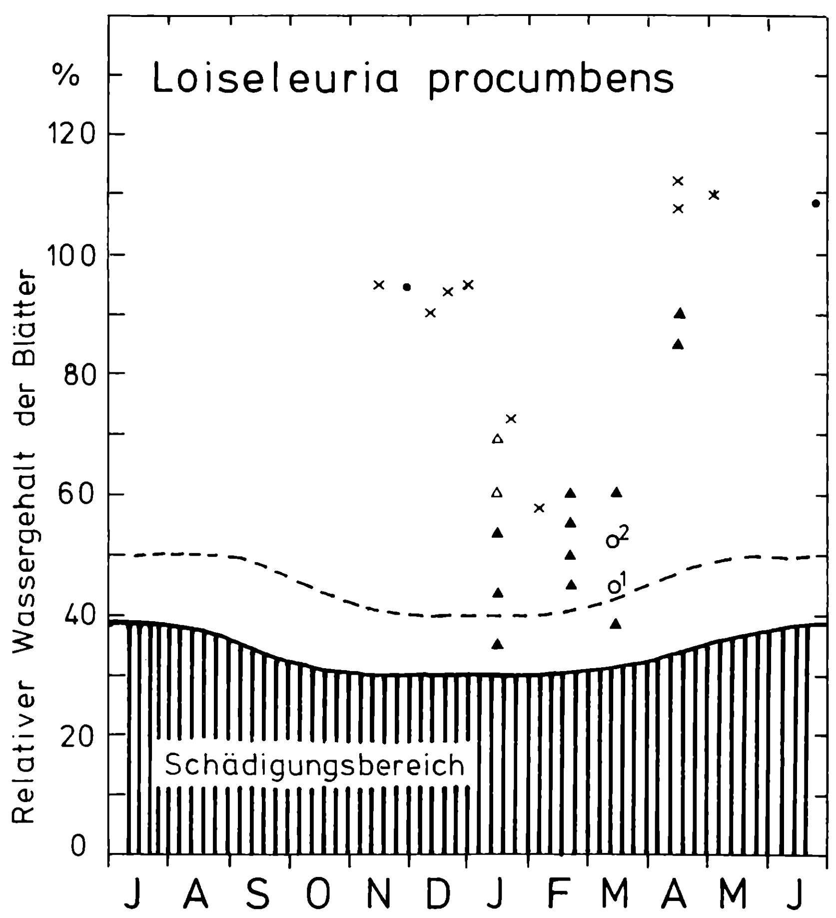


Abb. 18: Austrocknungsbeanspruchung und Austrocknungsresistenz der Blätter von *Loiseleuria procumbens* in der Zwergstrauchheide Patscherkofel. Die Wassergehalte sind in % des Trockengewichts angegeben.
×: Wassergehaltsbestimmungen an verschiedenen Standorten aus den Jahren 1931 bis 1937 (aus PISEK und CARTELLIERI 1933, PISEK, SOHM und CARTELLIERI 1935, ULMER 1937), *Punkte:* Bestimmungen aus den Jahren 1951 bis 1957 (aus LARCHER 1957), *Kreise:* Wassergehalt der Blätter auf Zweigen, die über Steinplatten greifen (1) und von Loiseleuriapolstern auf schneefreien Standorten (2) im Winter 1971/72 (aus LARCHER 1972), *offene Dreiecke:* Bestimmungen von Ch. KÖRNER in den Jahren 1973 bis 1975 an Proben von schneebedeckten Standorten, *schwarze Dreiecke:* Bestimmungen von Ch. KÖRNER an Proben von schneefreien Standorten.
A u s t r o c k n u n g s r e s i s t e n z nach PISEK und LARCHER (1954): *Strichlierte Grenzlinie:* kritischer Wassergehalt beim Auftreten erster Austrocknungsschäden (weniger als 5 % der Blätter geschädigt), *Grenze zum schraffierten Bereich:* 10 bis 15 % Schädigung.

nicht schon zum Winterbeginn, sondern erst später, vor allem nach längerem Schönwetter ab Jänner und Februar bemerkbar (Abb. 18). Dann sind auf häufig schneefreien, strahlungsexponierten Standorten gelegentlich Pflanzen von *Loiseleuria* anzutreffen, deren Wassersättigungsdefizit besonders in Sproßabschnitten, die über Steinplatten wachsen, kritische Werte erreicht. Solche Pflanzen zeigen schon äußerlich deutliche Dürresymptome (starkes Welken der Blätter, Blattverluste und Spitzendürre). Auch an Callunapflanzen am Patscherkofelgipfel wurde stellenweise eine hohe Austrocknungsbeanspruchung festgestellt. Wahrscheinlich gehen auch die Sproßspitzen der sommergrünen Vacciniumarten bei unzureichender Schneebedeckung durch Vertrocknen zugrunde. Mechanische Beschädigungen und Parasitenbefall sowie Vorschädigung durch Frost oder starke Strahlung können den Austrocknungsprozeß beschleunigen, so daß Frosttrocknis vielfach das Endergebnis des Zusammenwirkens mehrerer Belastungsfaktoren sein dürfte. Zweifellos ist ein großer Teil, wenn nicht gar der Großteil der Winterschäden in der Zwergstrauchheide auf Frosttrocknis – unmittelbar oder als Begleit- und Folgeerscheinung von Mehrfachschädigungen – zurückzuführen.

Dank

Zahlreiche Personen und Institutionen haben durch Mitarbeit sowie durch ideelle und finanzielle Unterstützung die Durchführung und den Abschluß des IBP-Projekts „Zwergstrauchheide Patscherkofel“ möglich gemacht. Ihnen allen gebührt herzlicher Dank.

Die Österreichische Akademie der Wissenschaften hat durch großzügige Förderung und rationelle Abwicklung der Verwaltungsangelegenheiten die Ausführung des Forschungsprojektes ermöglicht. In besonderer Dankbarkeit gedenken wir des verewigten Sekretärs der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Akademie, Prof. Dr. R. BIEBL, der durch stete Zuversicht und Unterstützung immer wieder Ermunterung und Mut gab. Prof. Dr. W. KÜHNELT trug als Obmann des Österreichischen Nationalkomitees für das IBP die Hauptlast der Organisation; sein Verständnis erleichterte sehr wesentlich die Programmdurchführung und -ausweitung. Herr Dozent Dr. H. NOPP, unmittelbarer Mitarbeiter des Obmannes, half uns jederzeit bereitwillig in Verwaltungsangelegenheiten.

Für fachliche Beratung und Mithilfe danken wir Herrn Prof. F. E. WIELGOLASKI (Oslo) und seinen Mitarbeitern, die in der Vorbereitungsphase die Einarbeitung in die Erntemethode erleichterten, den Herren Prof. DDr. J. BENGER (Institut für Hygiene, Universität Innsbruck), Prof. Dr. E. SCHNELL (Institut für Anorganische und Analytische Chemie, Universität Innsbruck) und Univ.-Doz. Dr. U. KULL (Stuttgart) für Beratung und Mitbetreuung chemisch-analytischer Untersuchungen, den freien Mitarbeitern Dr. I. NEUWINGER (Innsbruck), Dozent Dr. H. REHDER (München) und Dozent Dr. A. ZBROZYNA (Warschau) für ihre Mithilfe. Nicht zuletzt danke ich allen Projektmitarbeitern, den Mitarbeitern des labortechnischen Dienstes (A. SCHMID, W. RIDL, R. GAPP, Dipl.-Ing. A. LINSER, H. HAINDL) sowie allen freiwilligen Helfern für ihre Einsatzbereitschaft.

Die Agrargemeinschaft Patsch hat jahrelang die Umzäunung der Versuchsflächen, die Eingriffe bei der Probenentnahme und die intensive Begehung der auf ihrem Gemeindegebiet liegenden Zwergstrauchheide ohne Berechnung einer Entschädigung gestattet. Für dieses verständnisvolle Entgegenkommen sind wir zu besonderem Dank verpflichtet.

Zusammenfassung

Überblick über Programm, Forschungsablauf, Methoden und Ergebnisse des IBP-Projektes „Zwergstrauchheide Patscherkofel“ Die untersuchten Zwergstrauchbestände sind nichtexpandierende Pflanzengesellschaften, deren oberirdische Stoffproduktion durch die Kürze der Vegetationszeit, durch Mineralstoffmangel (langsame Remineralisierung organischer Abfälle) und vor allem durch regelmäßige Substanzverluste im Winter als Folge von Frostschäden, Fraß und Froststrocknis niedrig gehalten wird.

Summary

As a contribution to the International Biological Program (Tundra-Biome-Project) comprehensive plant ecological investigations were carried out in the dwarf shrub heath at Mt. Patscherkofel near Innsbruck during the years 1969 to 1976. Three study areas were selected: A Vaccinium heath at 1980 m altitude, a dense Loiseleuria heath at 2000 m, and a Loiseleurio-Cetrarietum at 2175 m on an extremely wind swept slope. The aim of the research project was to analyze and to give a qualitative and quantitative characterization of the energy budget, the carbon utilization, the mineral nutrition, the water relations, and the survival of climatic stress of Ericacean dwarf shrubs and alpine dwarf shrub communities. *The dwarf shrub heath at Mt. Patscherkofel is a non-expanding plant community with an above ground dry matter production restricted by the short vegetation period, by mineral deficiency (caused by slow decomposition of organic matter), by frost and winter drought effects, and by consumption by herbivors.*

In this report a review of the main results is given as a data collection with short interpretations: Tab. 4 and fig. 5 show the floristic structure of the investigated dwarf shrub communities. The soil is characterized in tab. 5 and 6. Data on the macroclimate, on the weather conditions during the study period, on the temperature differences between the individual habitats, and on the frequency of plant temperatures are presented in tab. 6 to 9. Phenological data are given in tab. 10. Fig. 9 shows the relation between community structure, LAI, and the interception of PhAR in the Loiseleuria heath and the Vaccinium heath. Data on the standing crop, the above ground net primary productivity, on RGR and NAR, are listed in tab. 11 and 12; fig. 10 shows a diagram on the dry matter turnover on the three plant communities. Characteristic data of net-photosynthesis and respiration are given in tab. 13 and 14. The energy contents of the dry matter of plants growing in the dwarf shrub heath are listed in tab. 15. Results of the analysis on the chemical constituents of Loiseleuria are compiled in tab. 16. Fig. 11 gives a schematic presentation of seasonal trends in the storage of starch and lipids in *Loiseleuria procumbens* and *Vaccinium uliginosum* from different elevations. Tab. 17 and 18 and fig. 12 to 14 inform about the mineral content and the mineral budget of plants of the Loiseleuria- and the Vaccinium heath. Water consumption, leaf diffusion resistance, water saturation deficit, and xylem water potential of several dwarf shrubs are given in tab. 19 and 20; fig. 15 shows typical daily courses of the leaf diffusion resistance in *Loiseleuria procumbens* and *Calluna vulgaris*. Data on the heat resistance of dwarf shrubs are presented in tab. 21 and fig. 16, data on the frost resistance are given in tab. 22 and 23 and in fig. 17. Tab. 24 and fig. 18 contain data on the drought stress during winter and on winter drought resistance.

A final report will be published later, including ecological models, further discussion of the results and a comparison with the results of other Tundra-Biome research groups.

Zitierte Literatur

BANNISTER, P.: The water relations of certain heath plants with reference to their ecological amplitude. J. Ecology *52*, 423–432 und 481–497 (1964).

BAZILEVICH, N. I., RODIN, L. V & ROZOV, N. N.: Geographical aspects of biological productivity. Soviet Geography (Rev. and Transl.) Amer. Geogr. Soc. New York (1971).

BRAUN-BLANQUET, J., PALLMANN, H., BACH, R.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. Erg. wiss. Unters. schweiz. Nat. Park. 4, N. F. *28* (1954).

CERNUSCA, A.: Standörtliche Variabilität in Mikroklima und Energiehaushalt alpiner Zwergstrauchbestände. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975, 9–21 (1976 a).

— Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. Oecologia plantarum *11*, 71–102 (1976 b).

— Energie- und Wasserhaushalt eines alpinen Zwergstrauchbestandes während einer Föhnperiode. Arch. Met. Geod. Biokl. B, *24*, 219–241 (1976 c).

DUVIGNEAUD, P.: La synthèse ecologique. Doin, Paris 1974.

GAMS, H.: Der Patscherkofel, seine Naturschutzgebiete und sein Alpengarten. Jb. Verein Schutz der Alpenpflanzen und -Tiere *9*, 7–21 (1937).

GRABHERR, G.: Der CO_2-Gaswechsel des immergrünen Zwergstrauches *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. in Abhängigkeit von Strahlung, Temperatur, Wasserstreß und phänologischem Zustand. Photosynthetica *11*, 302–310 (1977).

GRABHERR, G., und CERNUSCA, A.: Influence of radiation, wind, and temperature on the CO_2-gas exchange of the alpine dwarf shrub community Loiseleurietum cetrariosum. Photosynthetica *11*, 22–28 (1977).

HÖFLER, K., MIGSCH, H., ROTTENBURG, W.: Über die Austrocknungsresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Forschungsdienst *12*, 50–61 (1941).

KÖRNER, Ch.: Wasserhaushalt und Spaltenverhalten alpiner Zwergsträucher. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975, 23–30 (1976).

— Blattdiffusionswiderstände verschiedener Pflanzen in der zentralalpinen Grasheide der Hohen Tauern. In: CERNUSCA, A. (ed.): Alpine Grasheide Hohe Tauern: Ergebnisse der Ökosystemstudie 1976. Veröff. Maß-Hochgebirgsprojekt „Hohe Tauern“, Bd. 1, Wien, 1977

LARCHER, W.: Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. Veröff. Ferdinandeum Innsbruck *37*, 49–81 (1957).

— Zur spätwinterlichen Erschwerung der Wasserbilanz von Holzpflanzen an der Waldgrenze. Ber. naturwiss. med. Ver. Innsbruck *53*, 125–137 (1963).

— Der Wasserhaushalt immergrüner Pflanzen im Winter. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *85*, 315–327 (1972).

— Pflanzenökologische Beobachtungen in der Páramostufe der venezolanischen Anden. Anzeiger math.-naturw. Kl., Österr. Akad. Wiss. 1975, 194–213 (1975).

LARCHER, W., CERNUSCA, A., SCHMIDT, L.: Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. In: H. ELLENBERG (Hrsg.): Ökosystemforschung. Springer, Berlin – Heidelberg – New York, 175–194 (1973 a).

LARCHER, W., SCHMIDT, L. & TSCHAGER, A.: Starke Fettspeicherung und hoher Kaloriengehalt bei *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. Oecol. Plant. *8*, 377–383 (1973 b).

LARCHER, W., CERNUSCA, A., SCHMIDT, L., GRABHERR, G., NÖTZEL, E., SMEETS, N.: Mt. Patscherkofel, Austria Ecol. Bull. (Stockholm) *20*, 125–139 (1975).

LARCHER, W., WAGNER, J.: Temperaturgrenzen der CO_2-Aufnahme und Temperaturresistenz der Blätter von Gebirgspflanzen im vegetationsaktiven Zustand. Oecol. Plant. *11*, 361–374 (1976).

NEUWINGER, I.: Die Vegetations- und Bodenaufnahme als Beitrag zur Abgrenzung von Standortseinheiten. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn *66*, 129–158 (1965).

PISEK, A.: Der Alpengarten auf dem Patscherkofel. In: K. WALDE (Hrsg.): Der Innsbrucker Hofgarten und andere Gartenanlagen in Tirol. Schlern-Schriften Bd. 231, 129–132 (1964).

PISEK, A., und BERGER, E.: Kutikuläre Transpiration und Trockenresistenz isolierter Blätter und Sprosse. Planta *28*, 124–155 (1938).

PISEK, A., und CARTELLIERI, E.: Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. III. Alpine Zwergsträucher. Jb. wiss. Bot. *79*, 131–190 (1933).

— Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. Jb. wiss. Bot. *90*, 256–291 (1941).

PISEK, A., KNAPP, H., DITTERSDORFER, J.: Maximale Öffnungsweite und Bau der Stomata, mit Angaben über ihre Größe und Zahl. Flora *159*, 459–479 (1970).

PISEK, A., und LARCHER, W.: Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrünen. Protoplasma *44*, 30–46 (1954).

PISEK, A., LARCHER, W., UNTERHOLZNER, R.: Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I. Temperaturminimum der Netto-Assimilation, Gefrier- und Frostschadensbereiche der Blätter. Flora, B *157*, 239–264 (1967).

PISEK, A., und SCHIESSL, R.: Die Temperaturbeeinflußbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. naturwiss. med. Ver. Innsbruck, *47*, 33–52 (1947).

PISEK, A., SOHM, H., und CARTELLIERI, E.: Untersuchungen über osmotischen Wert und Wassergehalt von Pflanzen und Pflanzengesellschaften der alpinen Stufe. Beih. Bot. Cbl. *52*, 634–675 (1935).

PISEK, A., und WINKLER, E.: Die Schließbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. Planta *42*, 253–278 (1953).

PITSCHMANN, H., REISIGL, H., SCHIECHTL, H. M., STERN, R.: Karte der aktuellen Vegetation von Tirol. I. Teil, Blatt 6, Innsbruck–Stubaier Alpen. In: OZENDA, P. (Hrsg.): Documents pour la Carte de la Végétation des Alpes VIII, 7–34 (1970).

SCHMIDT, L.: Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpiner Zwergstrauchbestände. Oecol. Plant. *12*, 195–213 (1977).

ULMER, W.: Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe, sowie der Zirbe und der Fichte. Jb. wiss. Bot. *84*, 553–592 (1937).

ULRICH, B.: Ausmaß und Selektivität der Nährelementaufnahme in Fichten- und Buchenbeständen. Allg. Forstztg. *23*, 815 (1968).

WINKLER, E.: Beiträge zur Klimatologie hochalpiner Lagen der Zentralalpen. Ber. naturwiss. med. Ver. Innsbruck *53*, 209–223 (1963).

WINKLER, E., MOSER, W.: Die Vegetationszeit in zentralalpinen Lagen Tirols in Abhängigkeit von den Temperatur- und Niederschlagsverhältnissen. Veröff. Ferdinandeum Innsbruck, *47*, 121–147 (1967).

Verzeichnis der Veröffentlichungen im Rahmen des IBP-Projekts „Zwergstrauchheide Patscherkofel"

CERNUSCA, A.: Zur Frage der Meßhäufigkeit von Mikroklimamessungen bei Ökosystemanalysen. Oecologia *9*, 113–122 (1972).

— Einsatz mobiler Meßeinrichtungen in der Ökosystemanalyse. In: ELLENBERG, H. (Hrsg.): Ökosystemforschung. Springer, Berlin – Heidelberg – New York, 195–201 (1973).

— Standörtliche Variabilität in Mikroklima und Energiehaushalt alpiner Zwergstrauchbestände. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975, 9–21 (1976).

— Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. Oecol. Plant. *11*, 71–102 (1976).

— Energie- und Wasserhaushalt eines alpinen Zwergstrauchbestandes während einer Föhnperiode. Arch. Met. Geoph. Biokl. *B*, 24, 219–241 (1976).

CERNUSCA, A., und CERNUSCA, G.: Ein automatischer Wasserstands-Niveaugeber für die elektrische Messung von Verdunstung, Evapotranspiration oder Niederschlag. Wetter und Leben *28*, 28–33 (1976).

GRABHERR, G.: Beiträge zur Ökophysiologie von *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. *Dissertation* 1974.

— Der Gaswechsel des immergrünen Zwergstrauchs *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. in Abhängigkeit von Strahlung, Temperatur, Wasserstreß und phänologischem Zustand. Photosynthetica *11*, 302–310 (1977).

GRABHERR, G., CERNUSCA, A.: Influence of radiation, wind, and temperature on the CO_2-gas exchange of the alpine dwarf shrub community Loiseleurietum cetrariosum. Photosynthetica *11,* 22–28 (1977).

GUGGENBERGER, H.: Untersuchungen zur Wasserbilanz der Zwergstrauchheide Patscherkofel. *Dissertation* 1978.

HILSCHER, H.: Jahresverlauf der Stärke- und Fettspeicherung in Ericaceenzwergsträuchern der subalpinen und alpinen Stufe. In Vorbereitung.

HUBER, F.: Respiratorischer Kohlenstoffverbrauch alpiner Zwergstrauchheiden. *Magisterarbeit* 1974.

— Respiratorischer Kohlenstoffverbrauch alpiner Zwergstrauchbestände. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975, 31–35 (1976).

JASCHKE, W Blattflächenentwicklung, Blattflächenindex und Schichtung der Assimilationsflächen in einem alpinen Loiseleurietum. *Magisterarbeit* 1972.

KÖRNER, Ch.: Wasserhaushalt und Spaltenverhalten von *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. und *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *Dissertation* 1976.

— Wasserhaushalt und Spaltenverhalten alpiner Zwergsträucher. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975, 23–30 (1976).

KÖRNER, Ch., CERNUSCA, A.: A semiautomatic, recording diffusion porometer and its performance under alpine field conditions. Photosynthetica *10,* 172–181 (1976).

LANSER, E.: Blattflächenentwicklung und Blattflächenverteilung in einem alpinen Vaccinietum. *Magisterarbeit* 1972.

LARCHER, W.: Aufgaben und Möglichkeiten ökophysiologischer Forschung im Gebirge. Mitt. Ostalp.-Dinar. Ges. f. Vegkde. *11,* 95–99 (1970).

— Der Wasserhaushalt immergrüner Pflanzen im Winter. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *85,* 315–327 (1972).

— Tundra-Biome-Projekt. Österr. Hochschulzeitung 1973, H. 24, 31 (1973).

— Produktionsökologie alpiner Zwergstrauchbestände auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975, 3–7 (1976).

— Forschungsziele, Methodik und Ergebnisse pflanzenökologischer Untersuchungen in Gebirgsökosystemen der Tiroler Alpen (russ.). Ekologija *11,* in Druck (1978).

LARCHER, W., CERNUSCA, A., und SCHMIDT, L.: Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. In: H. ELLENBERG (ed.): Ökosystemforschung. Springer, Berlin – Heidelberg – New York, 175–194 (1973).

LARCHER, W., SCHMIDT, L., GRABHERR, G., und CERNUSCA, A.: Plant biomass and production of alpine shrub heaths at Mt. Patscherkofel, Austria. In: L. C. BLISS und F. E. WIELGOLASKI (ed.): Primary Production and Production Processes, Tundra Biome. Swedish IBP Comm. Stockholm, 65–74 (1973).

LARCHER, W., SCHMIDT, L., und TSCHAGER, A.: Starke Fettspeicherung und hoher Kaloriengehalt bei *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. Oecol. Plant. *8*, 377–383 (1973).
LARCHER, W., CERNUSCA, A., SCHMIDT, L., GRABHERR, G., NÖTZEL, E., SMEETS, N.: Mt. Patscherkofel. In: T. ROSSWALL, O. W. HEAL (ed.): Structure and Function of Tundra Ecosystems. Ecol. Bull. *20*, 125–139, Stockholm (1975).
LARCHER, W., WAGNER, J.: Temperaturgrenzen der CO_2-Aufnahme und Temperaturresistenz der Blätter von Gebirgspflanzen im vegetationsaktiven Zustand. Oecol. Plant. *11*, 361–374 (1976).
MAURER, E.: Einfluß von Licht, Temperatur und Wasserzustand auf die CO_2-Aufnahme von Ericaceen-Zwergsträuchern der subalpinen und alpinen Stufe. *Dissertation* 1976.
MEYER, G.: Die Temperaturresistenz alpiner Zwergsträucher. *Dissertation* 1978.
NÖTZEL, E.: Kohlenhydrat- und Stickstoffgehalt von *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. im Jahresverlauf. *Dissertation* 1975.
SCHMIDT, L.: Stoffproduktion und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchgesellschaften. *Dissertation* 1974.
— Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpiner Zwergstrauchbestände. Oecol. Plant. *12*, 195–213 (1977).
SMEETS, N.: Mineralstoffgehalt und Mineralstoffhaushalt alpiner Zwergstrauchbestände. *Dissertation* 1977.
STAUD, J.: Die Strahlungsverhältnisse in Gemsheidenbeständen. *Magisterarbeit* 1975.
TSCHAGER, A.: Fettspeicherung und Atmungsverhalten von *Loiseleuria procumbens* im Jahresverlauf. *Dissertation* 1976.
WAGNER, J.: Inaktivierung der Photosynthese von Gebirgspflanzen durch Extremtemperaturen. *Magisterarbeit* 1975.